

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

IMPACT DE LA COUPE FORESTIÈRE SUR LA STRUCTURE ET LE  
FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES LACS À OMBLE DE FONTAINE EN  
FORÊT BORÉALE

THÈSE

PRESENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

PATRICIA NOEMI GLAZ

AOÛT 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Je remercie d'abord mon directeur de thèse, Christian Nozais de m'avoir offert l'opportunité de ce projet de doctorat. Merci de sa disponibilité, de son soutien constant et de m'avoir fait confiance depuis même ma maîtrise, lorsque je parlais à peine le français ! Je remercie aussi mon codirecteur, Pascal Sirois pour son soutien et ses conseils. Merci également à Joël Bêty, Gilbert Cabana, Alain Caron, Richard Cloutier, Dominique Gravel, Martin-Hugues St-Laurent, Alain Patoine, Dolors Planas et Gesche Winkler qui ont gentiment accepté d'évaluer les différents étapes majeures de mon doctorat, soit le devis, l'examen de synthèse, le séminaire et finalement la soutenance de thèse. Merci aussi à Philippe Archambault qui a toujours été là pour vérifier mes statistiques, pour ses conseils et son attitude toujours positive et enthousiaste et à Jean-Pierre Gagné pour son aide et sa disponibilité à répondre à toutes mes questions.

Un gros merci à tous les assistants de terrain et de laboratoire des étés 2008 à 2010, pour leur bonne humeur dans des conditions pas toujours faciles et sans qui je n'aurais pas pu ramasser toutes ces précieuses données : Philippe Beaulieu, Myriam Bergeron, Yan Bhérer, Geneviève Brouillet-Gauthier, Katrine Chalut, Gabriel Diab, Dominic Gauthier, Tommy Larouche, Vanessa Paradis et Hubert Philippon. Je souligne également l'aide apportée par Anne-Lise Fortin dans la logistique, ainsi que le personnel de la compagnie forestière AbitibiBowater Inc, le personnel du camp Daniel et de la pourvoirie Husky et Martin Bélanger pour le partage de données. Merci également à Richard Saint-Louis et Mathieu Babin pour leur aide avec l'analyse d'isotopes stables, à Arnaud Tarroux pour son aide avec le modèle SIAR, Mathieu Millour pour avoir pris le temps de m'expliquer la spectroscopie de fluorescence et Jonathan Coudé pour son aide avec le matériel et les protocoles de laboratoire.

Je tiens aussi à remercier le personnel administratif du Département de biologie : Louise Amyot, Danie Massé et Pauline Dubé. Merci Geneviève Allard, coordinatrice du CEN pour son aide, ses conseils et son encouragement. Merci aussi à mes deux colocos de bureau : Daniel et Sandra et aux membres du labo : Kaven et Geneviève.

Merci à mes amis, à Rimouski, en Argentine, en science ou pas, pour leur écoute et leur support moral. Merci à ma famille, gracias Ariel pour ton aide tellement précieux avec Adobe Illustrator (oui, je vais finir par le maîtriser un jour!), merci à ma mère pour son soutien inconditionnel tout au long de mon parcours universitaire et à mon père de m'avoir transmis dès mon plus jeune âge le goût pour la science. Enfin, Vincent...mon correcteur de français, mon ami, mon amoureux, le père de nos deux merveilleuses petites filles, merci pour ta présence, pour tes encouragements, mais surtout merci d'être toujours là. Et le plus gros merci à mes deux petites princesses, sources de mon inspiration et mon bonheur !

Ce projet a été rendu possible grâce au soutien financière du Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), du Fonds de la recherche forestière du Saguenay–Lac-Saint-Jean et du Centre d'études nordiques (CEN).



## AVANT-PROPOS

Cette thèse doctorale est le fruit de quatre années de travail. Elle comporte cinq chapitres. Les chapitres 1 et 5 correspondent respectivement à l'introduction et à la conclusion de la thèse. Les chapitres 2, 3 et 4 présentent les résultats de l'étude sous la forme d'articles scientifiques rédigés en anglais, publiés ou préparés en vue d'une soumission à une revue scientifique avec comité de lecture.

Le second chapitre met en évidence l'importance de la matière organique (MO) d'origine allochtone pour le fonctionnement des réseaux trophiques littoraux en forêt boréale. Ce chapitre montre aussi une forte dépendance de l'omble de fontaine au zoobenthos dans tous les lacs échantillonnés. Le traçage isotopique nous a permis de reconstituer l'alimentation de l'omble de fontaine et également d'observer des changements dans sa diète avec la taille des poissons. Ce chapitre a fait l'objet d'un article scientifique publié dans la revue *Aquatic Biology*.

Le troisième chapitre montre une augmentation significative du carbone organique dissous (COD) et du phosphore total (PT) dans les lacs ayant subi la coupe forestière. Cependant, pour le COD, cette augmentation est significative seulement une année après la coupe forestière. Deux ans après la perturbation, les concentrations en COD sont revenues au stade initial. Ces résultats représentent un important pas en avant dans notre compréhension des impacts des coupes forestières sur les lacs en forêt boréale. Il semblerait que ces systèmes sont résilients et qu'ils sont capables de retourner au stade initial (avant la perturbation) deux années après la coupe forestière. Par ailleurs, aucun impact des coupes forestières n'a été détecté sur la fluorescence du COD, indiquant qu'il n'y a pas eu de changement dans la nature de la MO dans les lacs perturbés. Ce chapitre est un manuscrit soumis à la revue *Hydrobiologia*.

Le quatrième chapitre montre que la coupe forestière n'a pas eu d'impact sur le réseau trophique littoral une et deux années après la perturbation. La MO d'origine allochtone s'est avérée comme la principale source d'énergie dans tous les lacs, avant et après la coupe forestière. Cependant, le traçage isotopique nous a permis de constater que l'omble de fontaine change son alimentation pour devenir plutôt zooplanctonique une année après les coupes. Nous avons expliqué ce changement dans l'alimentation par une diminution de l'intensité lumineuse dans l'eau suite aux coupes (qui coïncide avec l'augmentation du COD indiquée dans le troisième chapitre), diminuant ainsi la visibilité du poisson. Par ailleurs, son alimentation redevient zoobenthique deux années après les coupes. Ceci ne fait qu'appuyer les résultats du chapitre précédent, confirmant ainsi le système comme étant résilient et capable de retourner au stade initial deux années après la perturbation. Ce chapitre est un manuscrit soumis à la revue *PlosOne*.

Même si je suis l'auteure principale de chacun de ces articles scientifiques, ceux-ci sont aussi l'aboutissement d'une collaboration avec plusieurs coauteurs dont les contributions sont présentées dans chaque chapitre.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	IV
LISTE DES FIGURES .....	X
LISTE DES TABLEAUX.....	XII
RÉSUMÉ .....	XV

### CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 Réseaux trophiques aquatiques.....	1
1.2 Coupes forestières.....	5
1.3 Isotopes stables.....	12
1.4 Objectifs et hypothèses .....	17
1.5 Méthodologie .....	20

### CHAPITRE II

DETERMINATION OF FOOD SOURCES FOR BENTHIC INVERTEBRATES AND BROOK TROUT ( <i>SALVELINUS FONTINALIS</i> ) IN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES USING STABLE ISOTOPE ANALYSIS .....	30
2.1 Abstract .....	31
2.2 Introduction.....	32
2.3 Methods.....	33
2.3.1 Study area.....	33
2.3.2 Sampling .....	34
2.3.3 Sample preparation & analyses.....	36
2.3.4 Stable isotope analyses.....	37
2.3.5 Data analyses.....	38
2.4 Results .....	39
2.4.1 Benthic consumers and potential food sources.....	39
2.4.2 Brook trout diet breadth .....	41
2.4.3 Trophic position .....	42
2.4.4 Size-related diet shifts of brook trout.....	44

2.5 Discussion .....	46
2.5.1 Carbon flow in lake food webs .....	46
2.5.2 Trophic position .....	47
2.5.3 Brook trout diet breadth .....	48
2.5.4 Brook trout size-related diet shifts.....	49

### CHAPITRE III

IMPACT OF FOREST HARVESTING ON WATER QUALITY AND FLUORESCENCE CHARACTERISTICS OF DISSOLVED ORGANIC MATTER IN EASTERN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES .....	51
3.1 Abstract .....	52
3.2 Introduction.....	53
3.3 Methods.....	56
3.3.1 Study area .....	56
3.3.2 Sampling .....	56
3.3.3 Water quality measurements .....	59
3.3.4 Absorption and fluorescence measurements .....	60
3.3.5 Data analyses.....	61
3.4 Results .....	62
3.5 Discussion .....	69

### CHAPITRE IV

LAND-USE EFFECTS ON TROPHIC STRUCTURE OF EASTERN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES: INSIGHTS FROM STABLE ISOTOPE ANALYSES.....	73
4.1 Abstract .....	74
4.2 Introduction.....	75
4.3 Methods.....	77
4.3.1 Ethic statement.....	77
4.3.2 Study area.....	77
4.3.3 Sampling .....	78
4.3.4 Sample preparation and analyses .....	80
4.3.5 Stable isotope analyses.....	81

4.3.6 Data analyses.....	82
4.4 Results .....	83
4.5 Discussion .....	90
4.5.1 C sources supporting food webs.....	90
4.5.2 Brook trout diet breadth .....	91
4.5.3 Size-related diet shifts of brook trout.....	92

## CHAPITRE V

CONCLUSION GÉNÉRALE .....	95
5.1 Contexte et originalité de l'étude .....	95
5.2 Rappel des objectifs .....	97
5.3 Principaux résultats avant les coupes forestières.....	99
5.3.1 Description du réseau trophique lacustre.....	99
5.3.2 Régime alimentaire de l'omble de fontaine .....	101
5.4 Principaux résultats après les coupes forestières .....	103
5.4.1 Impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau.....	103
5.4.2 Impact des coupes forestières sur la nature du COD.....	106
5.4.3 Impact des coupes forestières sur le réseau trophique littoral .....	107
5.4.4 Impact des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine ..	108
5.5 Conclusion.....	110
5.6 Portée de l'étude.....	113
5.7 Limitations de l'étude .....	115
5.7.1 Variabilité naturelle .....	115
5.7.2 Limitations de l'analyse en isotopes stables .....	116
5.7.3 Variabilité temporelle .....	117
5.7.4 Proies terrestres .....	118
5.8 Perspectives .....	119
5.8.1 Effets de la hausse du COD sur l'alimentation de l'omble de fontaine.....	119
5.8.2 Contenus stomacaux.....	120
5.8.3 Rendement de croissance de l'omble de fontaine .....	123
5.8.4 Impact de la coupe forestière à long terme .....	127

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	129
-----------------------------------	-----

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Représentation d'un réseau trophique lacustre. L'énergie se déplace dans le sens des flèches. COD : carbone organique dissous; COP : carbone organique particulaire. Figure tirée de Closs et al. (2004).....	2
1.2 Schéma général d'un lac et de la forêt riveraine. À gauche : les principaux flux de carbone dans le réseau trophique. À droite : subsides allochtones dans le lac provenant de la forêt riveraine (Figure tirée de Vander Zanden & Gratton 2011). TPOC : carbone organique particulaire d'origine terrestre. CWH : débris ligneux.....	4
1.3 Fractionnements isotopiques des différents organismes, avec des temps de renouvellement isotopique croissants du phytoplancton au poisson. Figure tirée de Perga (2004).....	15
1.4 Position géographique des huit lacs témoins et des huit lacs coupés (en 2009) échantillonnés en 2008, 2009 et 2010. La figure en mortaise représente la province du Québec et la localisation approximative de la zone d'étude.....	21
1.5 Plan d'expérience utilisé pour l'échantillonnage en 2008, 2009 et 2010.....	23
1.6 Schéma des différentes étapes de traitement des échantillons pour l'analyse isotopique.....	28
2.1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources and brook trout for eight lakes: (a) Lake 1; (b) Lake 2; (c) Lake 3; (d) Lake 4; (e) Lake 5; (f) Lake 6; (g) Lake 7 and (h) Lake 8. Error bars represent the mean $\pm$ SE. POM: particulate organic matter.....	40
2.2 Changes in brook trout (a) $\delta^{13}\text{C}$ and (b) $\delta^{15}\text{N}$ signatures with increasing fish length in eight lakes.....	45
3.1 Location of the eight study lakes sampled in 2008, 2009 and 2010. UP, unperturbed lakes; P, perturbed lakes (harvested in 2009).....	58
3.2 Comparison between treatments (unperturbed, perturbed) and years (2008, 2009, 2010) of TP, DIP, DIN, chl a and DOC. Vertical bars represent standard errors. * $p < 0.05$ .....	63



3.3	Comparison between treatments (unperturbed, perturbed) and years (2008, 2009, 2010) of acDOM ( $\lambda=355$ ), A/C, FI, BIX, SUVA <sub>254</sub> and spectral slope. Vertical bars represent standard errors.....	66
3.4	Relationship between the absorption coefficient (acDOM ( $\lambda=355$ )) and DOC concentration in unperturbed and perturbed lakes. All samples from all lakes are represented.....	68
4.1	Location of the eight study lakes sampled in 2008, 2009 and 2010. UP, unperturbed lakes; P, perturbed lakes (harvested in 2009).....	78
4.2	Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources and brook trout for all years in unperturbed and perturbed lakes. Error bars represent the mean $\pm$ SE. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ data are expressed in ‰.....	85
4.3	Changes in brook trout $\delta^{13}\text{C}$ signatures with increasing fish length in (a) 2008, (b) 2009 and (c) 2010 in unperturbed and perturbed lakes. $\delta^{13}\text{C}$ data are expressed in ‰. (*) $p < 0.05$ .....	88
4.4	Changes in brook trout $\delta^{15}\text{N}$ signatures with increasing fish length in (a) 2008, (b) 2009 and (c) 2010 in unperturbed and perturbed lakes. $\delta^{15}\text{N}$ data are expressed in ‰. (*) $p < 0.05$ .....	89
5.1	Fonctionnement du réseau trophique lacustre (A) avant, (B) une année après et (C) deux années après les coupes forestières. La grosse flèche indique la principale source de nourriture pour l'omble de fontaine tandis que la flèche étroite indique une contribution plus faible de cette source de nourriture à l'alimentation de l'omble de fontaine. MO: matière organique.....	112
5.2	Structure osseuse d'un poisson (otolithe).....	124
5.3	Comparaison entre les années et les traitements (lacs témoin : noir; lacs coupe : blanc) pour le taux de croissance moyen de a) 3+ ans et b) 4+ ans de l'omble de fontaine dans les trois années (2008, 2009, 2010). Les bars verticaux représentent l'erreur standard et la ligne pointillée montre le moment où la coupe forestière a été effectuée.....	125
5.4	Comparaison entre les années et les traitements (lacs témoin : carrés noirs; lacs coupe : cercles blancs) pour la longueur totale de l'omble de fontaine de a) 3+ ans et b) 4+ ans. Les bars verticaux représentent l'erreur standard et la ligne pointillée montre le moment où la coupe forestière a été effectuée.....	126



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	Noms des huit lacs avant (été 2008) et après coupes forestières (étés 2009 et 2010).....	22
1.2	Caractéristiques morphométriques des huit lacs échantillonnés. T: témoin; C: coupé.....	22
2.1	Lake characteristics of the eight studied Canadian Boreal Shield lakes. pH, chl a, dissolved organic carbon (DOC) and total phosphorous (TP) are reported as means (SD) over the five sampling stations on the photic zone. Lake 3 was not deep enough for sampling secchi depth.....	35
2.2	Bayesian mixing model (SIAR) results for benthic primary consumers in eight lakes. Values represent the mean and the 1st to 99th percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold.....	42
2.3	Bayesian mixing model (SIAR) results for brook trout in eight lakes. Values represent the mean and the 1st to 99th percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold.....	42
2.4	Mean $\delta^{15}\text{N}$ ( $\pm$ SD) and $\delta^{13}\text{C}$ ( $\pm$ SD) ratios of principal groups of consumers. All lakes were pooled.....	43
2.5	Mean ( $\pm$ SD) trophic-position estimates in all lakes and ANOVA result of benthic primary consumers, predatory macroinvertebrates and fish in eight lakes. The a posteriori Tukey test confirmed the existence of significant differences for all paired combinations in all lakes. Significance level $\alpha=0.05$ .....	43
2.6	Simple regression results of $\delta^{13}\text{C}$ vs. brook trout length in eight lakes. (*) $p < 0.05$ , (**) $p < 0.001$ .....	44
2.7	Simple regression results of $\delta^{15}\text{N}$ vs. brook trout length in eight lakes. (*) $p < 0.05$ , (**) $p < 0.001$ .....	44

3.1	Characteristics of the eight studied Canadian Boreal Shield lakes (UP: unperturbed lakes; P: perturbed lakes). Dissolved oxygen (DO), pH, conductivity, temperature, secchi depth, total phosphorous (TP), dissolved inorganic phosphorous (DIP), dissolved inorganic nitrogen (DIN), chlorophyll a (chl a) and dissolved organic carbon (DOC) are reported as means (SD) over the sampling stations on the photic zone before the perturbation (2008). Lake UP3 was not deep enough for sampling secchi depth.....	57
3.2	Results of the three-way ANOVA testing the effect of treatment (tr : perturbed, unperturbed), lake, year and their interactions on TP, DIP, DIN, chl a and DOC. Variables were transformed to achieve normality and homogeneity of variance. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (*) $p < 0.05$ .....	64
3.3	Results of the three-way ANOVA testing the effect of treatment (tr: perturbed, unperturbed), lake, year and their interactions on absorbance coefficients of CDOM (acDOM) at 355 nm, A:C peak ratios, fluorescence index (FI), biological/autochthonous index (BIX), specific UV absorbance at 254 nm (SUVA <sub>254</sub> ) and spectral slope. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (*) $p < 0.05$ .....	67
4.1	Mean values ( $\pm$ SE) of TP ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), Chl a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) and DOC ( $\text{mg l}^{-1}$ ) concentrations in unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes in 2008, 2009 and 2010.....	83
4.2	Bayesian mixing model (SIAR) results for primary consumers in 2008, 2009 and 2010 for unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes. Values represent the mean and the 1st to 99th percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold.....	86
4.3	Bayesian mixing model (SIAR) results for brook trout in 2008, 2009 and 2010 for unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes. Values represent the mean and the 1st to 99th percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold.....	87

4.4	Results of the two-way ANOVA testing the effect of treatment (tr : perturbed, unperturbed), year and their interactions on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ brook trout muscle. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (*) $p < 0.05$ .....	87
-----	--	----

## RÉSUMÉ

La coupe forestière s'est beaucoup intensifiée dans les dernières décennies dans la forêt boréale canadienne. L'environnement aquatique est directement affecté par les perturbations de l'environnement terrestre. Ainsi, les coupes forestières pourraient affecter l'ensemble du réseau trophique des écosystèmes lacustres et l'habitat d'alimentation de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), l'espèce sportive la plus pêchée au Québec. Cependant, il y a peu d'information traitant des effets de l'exploitation forestière sur les écosystèmes lacustres et leurs populations piscicoles.

L'objectif général de ce projet était d'évaluer l'impact des coupes forestières sur le fonctionnement du réseau trophique de l'omble de fontaine dans des lacs de la forêt boréale. Les objectifs spécifiques poursuivis visaient à (1) réaliser une description isotopique de la structure du réseau trophique de l'omble de fontaine avant la coupe forestière ; (2) évaluer l'impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau et sur la nature du carbone organique dissous et (3) évaluer l'impact des coupes forestières sur le réseau trophique lacustre et sur l'omble de fontaine basé sur l'analyse des signatures isotopiques du carbone et de l'azote. Pour atteindre ces objectifs, nous avons échantillonné huit lacs en forêt boréale, dans le bassin hydrographique de la Rivière Mistassibi-Est, à environ 215 km de Dolbeau-Mistassini. Les échantillons ont été collectés en juillet 2008, 2009 et 2010. Quatre lacs ont subi les effets de coupes forestières sur leur bassin versant à partir du second été d'échantillonnage (groupe coupé) et quatre autres lacs n'ont subi aucune perturbation lors de l'étude (groupe témoin). Les coupes forestières ont été menées selon la stratégie de la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Tous les lacs ont été échantillonnés avant que ne débutent les coupes forestières (juillet 2008), puis ont été revisités après les coupes (juillet 2009 et 2010).

La matière organique d'origine terrestre s'est avérée être la principale source de carbone des invertébrés benthiques dans tous les lacs échantillonnés. L'omble de fontaine dépendait principalement, quant à lui, des macroinvertébrés benthiques prédateurs pour son alimentation (objectif 1). Les activités de coupes forestières semblent avoir un impact à court terme (i.e., une année après la perturbation) sur les concentrations en carbone organique dissous et en phosphore total (objectif 2). Il apparaît cependant que cet impact est atténué deux ans après la perturbation, ce qui suggère que le système lacustre est résilient et donc en mesure de retourner au stade initial. Les activités de coupes forestières n'ont pas affecté la nature du carbone organique retrouvé dans les lacs. Ce carbone est essentiellement d'origine allochtone dans tous les lacs (objectif 2). La principale source de carbone pour les consommateurs benthiques primaires est la matière organique d'origine allochtone (feuilles) autant dans les lacs témoins que les lacs coupés (objectif 3). L'omble de fontaine s'alimente principalement des invertébrés benthiques prédateurs dans les lacs témoins. Cependant, dans les lacs coupés un an après la perturbation, l'omble de fontaine semble s'alimenter principalement du zooplancton plutôt que du

zoobenthos. Et deux années après la coupe, l'omble de fontaine retourne à un mode d'alimentation rencontré avant la coupe (objectif 3). Ceci ne fait que confirmer que les lacs étudiés ont une certaine résilience, étant donné que deux années après la coupe, ils sont capables de retourner au même stade qu'avant la perturbation.

Ce projet de recherche a contribué à mieux comprendre les interactions de l'omble de fontaine avec les activités sur les bassins versants des lacs qui l'hébergent. Plusieurs résultats de recherche restent à être approfondis. Cependant, deux résultats peuvent contribuer à une meilleure gestion de l'omble de fontaine : (1) les écosystèmes lacustres en forêt boréale, et plus particulièrement l'omble de fontaine, dépendent indirectement de la matière organique produite par les écosystèmes forestiers riverains et (2) il existe une résilience des systèmes lacustres étudiés puisqu'ils retournent à leur état initial deux années après la coupe. Ce projet de recherche a favorisé une approche intégrée des écosystèmes terrestres et aquatiques en regard des coupes forestières en forêt boréale, une approche souvent occultée dans les études centrées sur un seul type d'écosystème.

Mots clés : Coupes forestières, réseau trophique, lac, forêt boréale, omble de fontaine, matière organique, isotopes stables

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

---

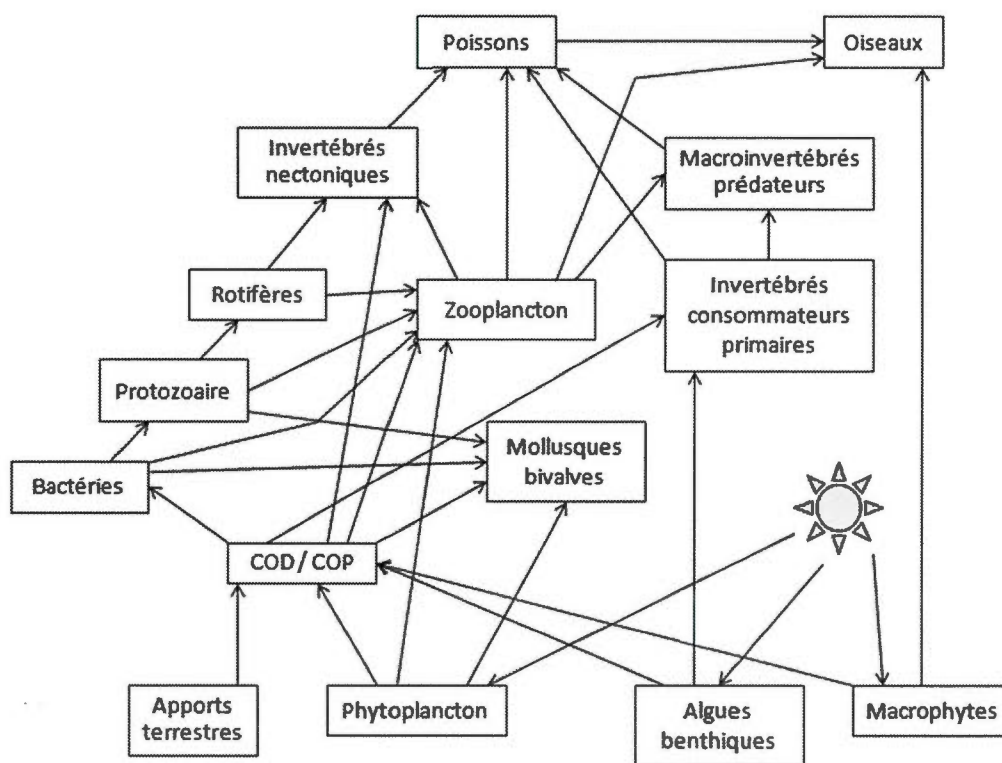
#### 1.1 Réseaux trophiques aquatiques

Les écosystèmes contiennent une myriade d'interactions trophiques, qui dans leur ensemble sont appelées le réseau trophique (Ricklefs et Miller, 2005, Fig. 1.1). Un réseau trophique représente les différentes voies par lesquelles l'énergie passe à travers les populations dans les communautés. En fait, il montre « qui mange qui » (Fig. 1.1). En considérant les différents niveaux trophiques comme des étapes à un processus de transformation d'énergie, il apparaît alors clairement que le cycle de la matière de même que le flux d'énergie qui y est associé permettent de caractériser la structure de l'écosystème (Ricklefs et Miller, 2005).

Le premier limnologue à formuler le concept de réseaux trophique a été Elton en 1927. Il a également mis en évidence que certaines espèces, dites espèces clés, ont un rôle important au sein des écosystèmes par leur influence sur plusieurs autres espèces pouvant être réparties dans différents niveaux trophiques (Elton, 1927). En 1942, le premier modèle conceptuel sur la structure trophique des écosystèmes lacustres a été publié par Lindeman. Lindeman a montré que la chaîne alimentaire était formée de différents niveaux, appelés niveaux trophiques : les producteurs primaires, les herbivores et les carnivores. Les producteurs primaires utilisent la lumière solaire comme source d'énergie pour fabriquer, par photosynthèse, la matière organique (MO); les herbivores se nourrissent des producteurs primaires et les carnivores se nourrissent des herbivores (Lindeman, 1942; Ricklefs et Miller, 2005). Dans les écosystèmes aquatiques, les principaux



producteurs primaires sont le phytoplancton, le périphyton et les macrophytes (Closs *et al.*, 2004, Fig. 1.1). Les principaux herbivores sont certaines espèces du zooplancton et les invertébrés benthiques qui se nourrissent d'algues et d'autres végétaux fixés sur le fond (Closs *et al.*, 2004, Fig. 1.1). Il y a aussi des espèces plus omnivores consommatrices de végétaux, de zooplancton et autres invertébrés, et enfin des espèces strictement carnivores, comme certains poissons (Closs *et al.*, 2004, Fig. 1.1). Les communautés piscicoles sont situées au sommet de la chaîne alimentaire. La façon dont les poissons acquièrent le carbone qui les constitue dépend donc de l'ensemble des voies de transfert de carbone aux niveaux inférieurs du réseau trophique.



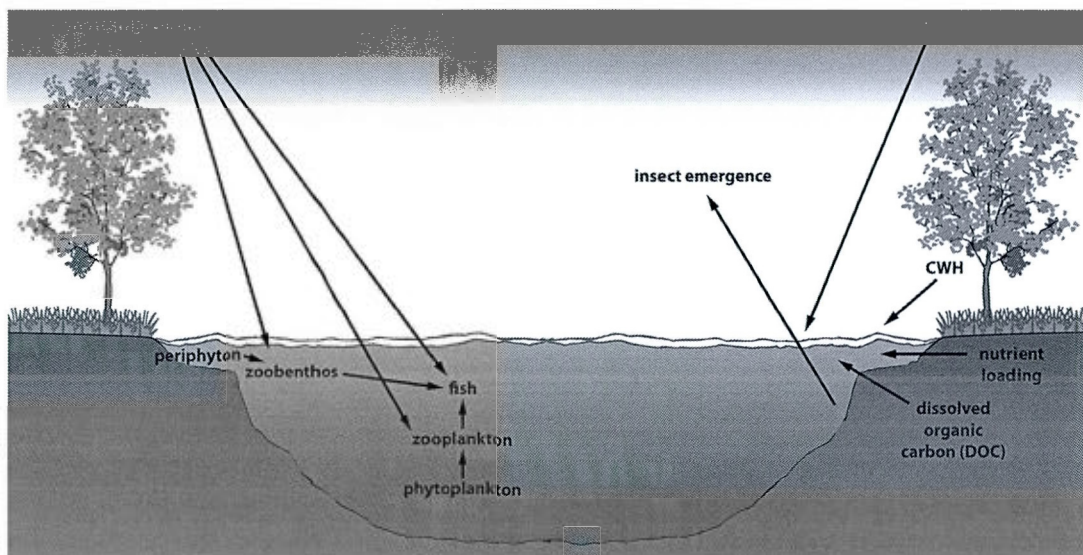
**Figure 1.1** Représentation d'un réseau trophique lacustre. L'énergie se déplace dans le sens des flèches. COD : carbone organique dissous; COP : carbone organique particulaire. Figure tirée de Closs *et al.* (2004).

Les écosystèmes sont ouverts et connectés les uns aux autres par des flux biotiques et abiotiques qui influencent non seulement leur structure et leur composition mais également leur dynamique. Ainsi, les écosystèmes aquatiques peuvent être alimentés par du carbone organique provenant de deux sources distinctes. Du carbone autochtone produit par le processus de photosynthèse par des organismes autotrophes présents dans l'écosystème, et du carbone allochtone produit en dehors puis importé dans l'écosystème (Pace *et al.*, 2007, Solomon *et al.*, 2008). Les subsides allochtones sont un type de flux qui consiste en une ressource (proies, détritiques ou nutriments) 1) provenant d'un premier écosystème, 2) étant utilisée par un végétal ou un consommateur provenant d'un second écosystème, 3) permettant à l'utilisateur de la ressource d'accroître la productivité de sa population et 4) altérant potentiellement la dynamique de l'interaction utilisateur/ressource dans le second écosystème (Polis *et al.*, 1997).

Dans les écosystèmes aquatiques, les subsides allochtones proviennent de la forêt riveraine (Nakano et Murakami, 2001). La forêt riveraine se situe dans la transition des milieux aquatique et terrestre (Fig. 1.2). Elle est généralement considérée comme faisant partie du système terrestre. Par contre, elle est intimement liée aux habitats aquatiques par le biais d'organismes terrestres et par les débris ligneux (Schindler et Scheuerell, 2002; Vander Zanden et Gratton, 2011). Ainsi, la végétation terrestre peut apporter des quantités importantes de MO (sous forme dissoute et particulaire) et de débris ligneux dans l'écosystème aquatique adjacent (Schindler et Scheuerell, 2002; Vander Zanden et Gratton, 2011). En fait, les ressources terrestres influencent la dynamique des populations, les interactions des communautés et les multiples processus de l'écosystème aquatique (Polis *et al.*, 1997). Les flux d'énergie et de nutriments entre les écosystèmes aquatique et terrestre peuvent avoir un impact majeur sur la dynamique des réseaux trophiques aquatiques (Huxel *et al.*, 2002). En effet, les entrées de MO en provenance des écosystèmes terrestres représentent une importante source d'énergie pour les écosystèmes aquatiques (Weidel *et al.*, 2008; Premke *et al.*, 2010; Solomon *et al.*,



2011). En fait, dans les lacs oligotrophes qui dominent dans la forêt boréale, la disponibilité des ressources est contrôlée par les apports allochtones (e.g. les feuilles des arbres de la forêt riveraine) (Ask *et al.*, 2009; Karlsson *et al.*, 2009). Des travaux récents ont ainsi montré que les subsides allochtones provenant d'environnements terrestres pouvaient alimenter les réseaux trophiques des lacs oligotrophes et atteindre, voire même excéder, les niveaux de production primaire autochtone (Caraco et Cole, 2004 ; Carpenter *et al.*, 2005). Dans une étude mettant en œuvre la technique de traçage isotopique ( $\delta^{13}\text{C}$ ), Cole *et al.* (2006) ont estimé l'apport du carbone terrigène aux différents niveaux trophiques dans trois lacs. Ils ont montré que 33-70% du carbone terrigène était utilisé par du zooplancton, 60-85% par des invertébrés benthiques et 20-50% par des poissons, ce qui démontre l'importance des subsides allochtones pour le réseau trophique lacustre.



**Figure 1.2** Schéma général d'un lac et de la forêt riveraine. À gauche : les principaux flux de carbone dans le réseau trophique. À droite : subsides allochtones dans le lac provenant de la forêt riveraine (Figure tirée de Vander Zanden et Gratton, 2011). TPOC : carbone organique particulaire d'origine terrestre. CWH : débris ligneux.

Les zones littorales sont connues pour recevoir des apports importants de carbone allochtone de la végétation riveraine (Schindler et Scheuerell, 2002) et abriter des assemblages d'invertébrés déchetiers, ce qui suggère l'existence d'un réseau trophique fonctionnant *via* les apports détritiques allochtones (Solomon *et al.*, 2008). Peu de travaux ont été menés pour estimer l'importance relative des sources de carbone allochtone et autochtone pour les consommateurs des zones littorales lacustres (James *et al.*, 2000; Hadwen et Bunn, 2004; Solomon *et al.*, 2008). Il demeure par conséquent difficile de prédire la contribution des sources de carbone allochtones et autochtones aux diètes des consommateurs benthiques des zones littorales (Hadwen et Bunn, 2004). De plus, on ignore encore si le carbone organique autochtone et allochtone peuvent être efficacement transférés directement (Kerner *et al.*, 2003) ou indirectement, via la boucle microbienne (Ojala et Salonen, 2001), aux consommateurs zooplanctoniques, aux organismes benthiques et aux poissons (Magnan et Bertolo, 2003).

## 1.2 Coupes forestières

La coupe forestière s'est beaucoup intensifiée dans les dernières décennies dans la forêt boréale canadienne. La forêt boréale est une vaste zone de végétation qui occupe plus de 70 % du territoire Québécois (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2009). Cette forêt fait l'objet d'une récolte dans le cadre de contrats d'aménagement et d'approvisionnement forestier (CAAF) accordés par le gouvernement du Québec aux différentes compagnies forestières. L'exploitation de la matière ligneuse représente la plus importante industrie d'exploitation des ressources naturelles au Canada qui est le plus grand exportateur de produits ligneux au monde. Au Québec, approximativement 1% de la forêt boréale est coupée annuellement (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2009).

Les coupes forestières sont au cœur de débats publics depuis déjà quelques années. Avec la publication du rapport de la commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise (Coulombe *et al.*, 2004), plusieurs reproches ont été faits sur l'industrie forestière. On lui reproche de surestimer la possibilité forestière et de faire mauvais usage du principe de précaution énoncé dans les termes du développement durable en coupant sans connaître les réels impacts de ces activités sur l'environnement. Les constats du rapport Coulombe exigent en ce sens une meilleure connaissance des impacts environnementaux de l'exploitation forestière sur les écosystèmes afin d'exploiter cette ressource de façon plus rationnelle. L'aménagement forestier durable vise à maintenir et à améliorer la santé à long terme des écosystèmes forestiers, tout en assurant aux générations actuelles et futures de bonnes perspectives écologiques, économiques, sociales et culturelles (Conseil canadien des ministres des forêts, 2012). Selon ce concept, il est ainsi primordial que l'exploitation forestière s'assure du maintien des écosystèmes terrestres et aquatiques. Les données scientifiques étant incomplètes, il est nécessaire de mieux documenter les impacts des coupes forestières sur ces écosystèmes afin d'améliorer la gestion des ressources naturelles associées à la forêt boréale.

La coupe forestière ne se limite pas seulement aux arbres qui poussent dans la forêt. En effet, la forêt boréale comprend des milliers de lacs. Suite à une perturbation anthropique terrestre comme les coupes forestières, l'environnement aquatique est susceptible d'être affecté. La majorité des études mesurant l'impact des coupes forestières sur les écosystèmes aquatiques se sont concentrées sur les écosystèmes lotiques (e.g. Roberge, 1996; Feller, 2005; Moore et Wondzell, 2005; Moore *et al.*, 2005). L'exploitation forestière est susceptible de modifier les régimes hydrologiques (augmentation du débit moyen annuel de l'eau), sédimentologique (augmentation de la charge sédimentaire) et thermique (augmentation de la température de l'eau en été dû à l'augmentation des radiations solaires incidentes et diminution de celle-ci en hiver dû à une perte de l'isolation thermique par la

couverture végétale) des cours d'eau (St-Onge *et al.*, 2001). Ces modifications physiques apportent des changements physico-chimiques dans ces cours d'eau. Par exemple, il est connu que le pourcentage de saturation en oxygène dans l'eau est inversement proportionnel à sa température (Brown, 1983). Puisque l'oxygène est essentiel à la vie aquatique, ces variations en oxygène peuvent affecter sérieusement divers organismes (St-Onge *et al.*, 2001).

Nos connaissances sur les impacts des coupes forestières sur les lacs, particulièrement en forêt boréale sont limitées. Likens *et al.* (1970) ont considéré les conséquences de la déforestation sur le milieu aquatique dans le projet d'Hubbard Brook, dans la région de New Hampshire. Ces auteurs ont trouvé une augmentation dans l'exportation des éléments nutritifs vers les plans d'eau deux et trois années après la coupe forestière (Likens *et al.*, 1970). Ces résultats ont été confirmés dans le cadre d'un projet pancanadien qui a évalué l'effet des coupes forestières sur les lacs et les rivières de la forêt boréale (Burton *et al.*, 2003; Prepas *et al.*, 2003). Par ailleurs, ces auteurs ont aussi trouvé des augmentations dans la concentration en COD dans les lacs et les rivières touchés par la coupe forestière (Prepas *et al.*, 2003). D'autres études effectuées dans une série de lacs touchés par les coupes forestières ont aussi révélé des concentrations plus élevées en carbone organique dissous (COD), phosphore total (PT) (Rask *et al.*, 1998; Patoine *et al.*, 2002; Winkler *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2011b), azote total (NT), ainsi que de plusieurs ions ( $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $NO_3^-$  et  $SO_4^{2-}$ ) (Carignan *et al.*, 2000; Steedman, 2000). L'augmentation des nutriments exportés dans les lacs après la coupe est associée à une augmentation de l'activité microbienne dans le sol de la forêt riveraine (Kreutzweiser *et al.*, 2008). Cette activité microbienne transforme les nutriments non-mobiles sous forme de nutriments mobiles, ceux-ci étant par la suite exportés dans les lacs adjacents à la forêt riveraine (Hornberger *et al.*, 1994; Buttle *et al.*, 2005). Ce processus biogéochimique est susceptible de modifier les propriétés physico-chimiques et biologiques dans les écosystèmes aquatiques (Steedman *et al.*, 2004). Cependant, les effets que peuvent avoir les coupes forestières sur la qualité de l'eau et sur le fonctionnement du réseau

trophique dépendent de l'étendue du déboisement, des caractéristiques du lac et du bassin versant (Carignan et Steedman, 2000). Ainsi, il a été montré que le ratio de drainage, la surface ou le volume du lac et le pourcentage du bassin versant coupé influencent les exportations d'éléments nutritifs et de MO du bassin versant vers les lacs et leurs réponses aux perturbations par les coupes forestières (Carignan *et al.*, 2000; Carignan et Steedman, 2000; Lamontagne *et al.*, 2000).

Le COD a été souvent étudié dans les études environnementales à cause de son rôle dans plusieurs processus biogéochimiques et écologiques (e.g. Findlay et Sinsabaugh, 2003; Anesio *et al.*, 2004; Judd *et al.*, 2006). Le COD est essentiellement d'origine terrigène (Buffle, 1990) ou issu de la production autochtone (Birdwell et Engel, 2010). Les apports de ce COD dans les écosystèmes aquatiques peuvent affecter l'intégrité de l'écosystème. Une fraction du COD que l'on appelle matière organique dissoute colorée (cDOM) a la capacité d'absorber la lumière solaire, notamment le rayonnement ultraviolet (UVR, 280-400 nm). Cette fraction détermine les propriétés optiques des eaux de surface (Green et Blough, 1994) et protège les organismes contre la radiation UV nocive (Walsh *et al.*, 2003).

Les techniques de spectroscopie peuvent fournir de l'information sur la source, la composition et la réactivité du COD présent dans un système (Coble, 1996; 2007; Hudson *et al.*, 2007; Fellman *et al.*, 2010). Par exemple, les spectres de fluorescence des eaux montrent des maxima caractéristiques de fluorophores qui peuvent varier selon l'origine de la MO présente dans l'échantillon (Coble, 1996; Stedmon *et al.*, 2003). Cette variation dans les fluorophores peut être utilisée pour calculer des rapports d'intensité qui servent à tracer les processus biogéochimiques. Par exemple, les rapports d'intensité de fluorescence permettent de calculer des indices qui vont fournir de l'information sur la contribution relative de la MO d'origine autochtone ou allochtone (Parlanti *et al.*, 2000; McKnight *et al.*, 2001; Huguet *et al.*, 2009; Fellman *et al.*, 2010). Les coupes forestières étant susceptibles d'entraîner



une augmentation de l'exportation de nutriments et du COD dans les lacs et donc de la MO allochtone, les mesures en fluorescence s'avèrent une technique très intéressante pour mieux comprendre l'impact de cette perturbation sur l'écosystème aquatique.

Les modifications physiques et chimiques causées par les coupes forestières affectent les populations responsables de la production primaire, qui dépendent de la lumière, de la température, et du cycle des nutriments (St-Onge *et al.*, 2001). Ainsi, Planas *et al.* (2000) et Leclerc *et al.* (2011a) ont démontré une augmentation de la production primaire et de la biomasse algale pélagique en milieu lacustre suite aux coupes forestières. Cependant, d'autres études n'ont pas trouvé de différences dans la biomasse du phytoplancton suite aux coupes forestières (Rask *et al.*, 1998; Winkler *et al.*, 2009). Ceci probablement parce que la limitation en lumière provoquée par l'augmentation en COD a été compensée par l'augmentation des concentrations en PT (Winkler *et al.*, 2009).

Les changements dans les niveaux de production primaire pourraient affecter la production secondaire. Une légère augmentation dans la production secondaire (zooplancton et zoobenthos) a été rapportée suite à une coupe forestière dans un lac en forêt de Finlande (Rask *et al.*, 1998), ainsi que dans des lacs de la forêt boréale (Leclerc *et al.*, 2011a). Cependant, d'autres études indiquent que les coupes forestières n'ont pas d'impact sur l'abondance, la diversité et la biomasse du zooplancton (Pinel-Alloul *et al.*, 1998; Patoine *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007; Winkler *et al.*, 2009) ni sur l'abondance et la diversité du zoobenthos (Scrimgeour *et al.*, 2000; Tremblay-Rivard, 2007). L'absence d'impact serait principalement due à la combinaison de plusieurs facteurs : à la tolérance des espèces zooplanctoniques à la variation de l'habitat; à la réponse retardée dans le temps des producteurs secondaires suite à une coupe forestière (Patoine *et al.*, 2002) et à l'atténuation de l'effet de la coupe par la présence d'une bande forestière résiduelle de 20 m (Winkler *et al.*, 2009).

De plus, les changements biotiques (abondance, biomasse et composition en espèces) s'accumuleraient dans le temps avant que la réponse aux perturbations ne devienne détectable aux niveaux trophiques supérieurs (Winkler *et al.*, 2009).

Les poissons sont situés au sommet de la chaîne alimentaire aquatique. Cette position dans la chaîne trophique leur confère un rôle potentiel d'intégrateurs des processus à l'échelle écosystémique. Ils sont donc des bons indicateurs de la stabilité de l'écosystème (Steedman, 2003). La réponse des populations piscicoles aux interventions forestières est complexe étant donné qu'elles ont des mécanismes compensatoires leur permettant de s'adapter aux changements environnementaux (Power *et al.*, 1994). En effet, une réduction de la densité dans la population aurait pour conséquence une croissance rapide des individus qui ont survécu; ces individus auraient plus de chance de survivre, se reproduire très tôt et produire beaucoup d'œufs (Everhart et Youngs, 1981). La plupart des études qui évaluent l'effet des coupes forestières sur les poissons ont été faites en milieu lotique (e.g. Scrivener et Brownlee, 1989; Roberge, 1996; Lachance *et al.*, 2008). Dans les cours d'eau, les coupes forestières ont des effets négatifs sur la qualité des habitats de reproduction et d'élevages disponibles et utilisables par les poissons (Roberge, 1996; Lachance *et al.*, 2008). Les principales causes de détérioration de l'habitat seraient le dépôt sédimentaire, l'augmentation de la température de l'eau et l'accumulation des débris de coupe (St-Onge *et al.*, 2001). Dans les lacs, quelques études démontrent que la coupe forestière peut avoir un impact sur l'abondance (St-Onge et Magnan, 2000) et sur la croissance des poissons juvéniles (Leclerc *et al.*, 2011a), ralentir la production biologique de certaines proies consommées, entre autre, par l'omble de fontaine (Patoine *et al.*, 2000) et influencer la capacité des poissons à détecter ses proies par une diminution de l'intensité lumineuse (Tremblay-Rivard, 2007; Leclerc *et al.*, 2011b).

Au Québec, on compte plus de 800 000 adeptes de la pêche sportive, faisant de cette activité un moteur économique de développement régional (Ministère des

Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, 2009). L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est l'espèce sportive la plus pêchée au Québec (Pinel-Alloul *et al.*, 1998). Elle est indigène au Québec et connue comme étant un poisson carnivore généraliste (Lacasse et Magnan, 1992). On le retrouve, le plus communément, dans les rivières et les lacs de la côte Nord du Saint-Laurent (Power *et al.*, 2002). Sa morphologie lui permet de s'alimenter sur les deux principaux groupes fonctionnels en lacs, c'est-à-dire le zoobenthos de la zone littorale et le zooplancton de la zone pélagique (Tremblay et Magnan, 1991). L'omble de fontaine des lacs a été qualifié par les gestionnaires comme étant une espèce très sensible aux activités forestières (Ontario Ministry of Natural Resources, 1988). La déforestation peut modifier certains paramètres qui peuvent affecter sa diète, par exemple, la composition en espèces de la communauté du zoobenthos (Garman et Moring, 1993) et du zooplancton (Patoine *et al.*, 2000). La déforestation perturbe son milieu en engendrant une augmentation de l'apport en nutriments (Carignan *et al.*, 2000, Patoine *et al.*, 2002). Cette augmentation en nutriments pourrait provoquer des changements dans la structure des communautés de phytoplancton (Planas *et al.*, 2000), de zooplancton (Patoine *et al.*, 2000) et de zoobenthos (Garman et Moring, 1993) dans la zone littorale des lacs cibles, ayant ainsi un impact sur la diète de l'omble de fontaine. Même si St-Onge et Magnan (2000) n'ont pas trouvé des différences significatives dans les captures par unité d'effort (CPUE) de l'omble de fontaine entre des lacs coupés et des lacs témoins, Bérubé et Lévesque (1998) ont mis en évidence une diminution des CPUE de l'omble de fontaine après des activités forestières dans quelques lacs de la Réserve faunique de Mastigouche. Cette diminution serait due à une modification dans la structure des communautés de zoobenthos et du zooplancton qui aurait modifié l'efficacité énergétique dans la diète de l'omble de fontaine (Bérubé et Lévesque, 1998). Cependant, il est difficile de comparer des CPUE obtenus par pêche expérimentale (St-Onge et Magnan, 2000) avec ceux obtenus par pêche sportive (Bérubé et Lévesque, 1998). Les données de la pêche sportive peuvent être influencées par des facteurs humains comme le comportement du pêcheur ou l'accès au plan d'eau.



En outre, dans une étude évaluant les impacts des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine dans quelques lacs au Québec, Tremblay-Rivard (2007) a révélé que la diète de l'omble de fontaine était constituée principalement de zoobenthos dans les lacs contrôle mais majoritairement de zooplancton dans les lacs ayant subi des coupes forestières. À la coupe forestière est associée une augmentation de la concentration en COD (Rask *et al.*, 1998; Carignan *et al.*, 2000; Patoine *et al.*, 2002; Winkler *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2011b). Le COD est une substance humique intimement liée à la couleur de l'eau; son augmentation résulte en une eau plus foncée (Molot et Dillon, 1997; Carignan *et al.*, 2000), menant à une dégradation du niveau de transparence de l'eau. L'omble de fontaine détecterait plus aisément les proies planctoniques dans les lacs ayant été touchés par la coupe forestière (Tremblay-Rivard, 2007). Les coupes forestières étant susceptibles d'altérer la diète de l'omble de fontaine et subséquemment de nuire à la pêche sportive, il est d'autant plus important de connaître davantage les effets de ce type de perturbation anthropique sur les écosystèmes aquatiques.

### 1.3 Isotopes stables

L'analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote est un outil qui permet d'aborder les réseaux trophiques dans le cadre d'une approche écosystémique (Fry, 1991). Le principe de cette méthode est basé sur la mesure de carbone et d'azote isotopique des organismes en se basant sur le transfert énergétique entre les différents niveaux de la chaîne alimentaire (Vander Zanden *et al.*, 1999). Il est donc possible d'estimer la structure et la dynamique des systèmes écologiques selon la signature isotopique des organismes (Post, 2002). L'abondance de chaque isotope d'un élément chimique est très différente. Par exemple, pour le carbone (C), le  $^{12}\text{C}$  est le plus abondant, ~98,9% et le  $^{13}\text{C}$  très rare, ~1,1%; pour l'azote (N), le  $^{14}\text{N}$  est le plus abondant, ~99,63% et le  $^{15}\text{N}$  très rare, ~0,37%. Comme traceurs naturels on utilise l'abondance relative, soit le rapport isotopique (R) : concentration de l'isotope rare sur

la concentration de l'isotope abondant. La valeur de  $R$  est très petite, pour cette raison on multiplie le  $\delta$  (différence relative des rapports isotopiques d'un échantillon et d'un étalon) par 1000. La mesure de la composition isotopique en carbone ou azote de la MO est effectuée par spectrométrie de masse à flux continu couplée à des analyses élémentaires (Lajtha et Michener, 1994; Ghashghaie *et al.*, 2001).

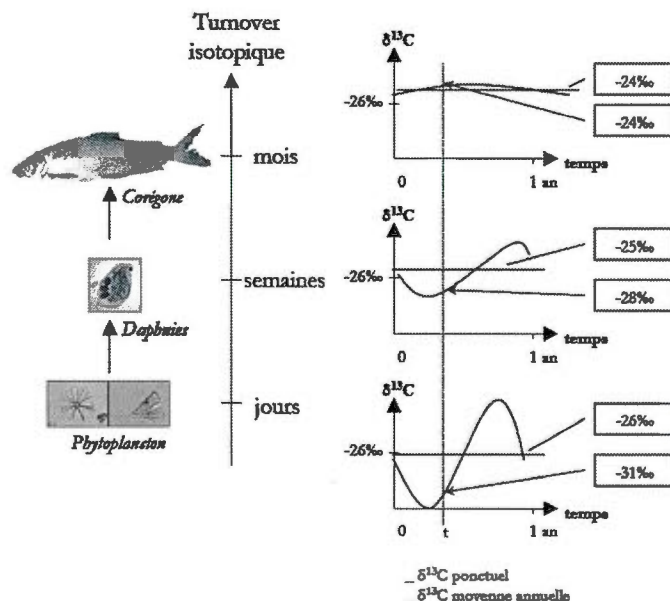
La composition isotopique des tissus du consommateur dépend de celle de sa nourriture. L'une des façons d'identifier le type de nourriture assimilée par un consommateur consiste à analyser la composition en isotopes naturels stables des différentes composantes étudiées (James *et al.*, 2000). À cause du fractionnement isotopique entre la proie et le prédateur, la composition isotopique augmente, à chaque niveau, au long de la chaîne trophique. De Niro et Epstein (1978) ont analysé les relations entre la signature isotopique de la nourriture et celle des consommateurs. Pour le carbone, la composition isotopique de l'ensemble du corps du consommateur reflétait la composition isotopique de la nourriture, avec un enrichissement moyen en  $^{13}\text{C}$  de  $0,8 \pm 1,1\text{‰}$ . Pour l'azote, des études similaires ont été menées pour tracer la signature  $\delta^{15}\text{N}$  dans les réseaux trophiques (De Niro et Epstein, 1981; Minagawa et Wada, 1984). Si les producteurs primaires montraient des signatures très variables, les consommateurs montraient un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  en moyenne similaire à chaque niveau trophique, étant de  $3,4 \pm 1,1\text{‰}$ . Lors d'une transition trophique, le carbone et l'azote circulent de pair de la proie au prédateur. L'analyse des isotopes du carbone est très souvent couplée à celle de l'azote puisque le fractionnement isotopique de l'azote lors d'un transfert trophique en fait un marqueur intéressant des relations prédateurs – proies.

Bien que la méthode d'isotope stable soit très utilisée, elle possède ses limites :

Une première limite dans l'analyse d'isotopes stables est de tenir compte de la variation temporelle selon l'organisme étudié. Le taux de renouvellement isotopique,

c'est-à-dire le délai nécessaire pour que la composition isotopique d'un organisme soit à l'équilibre avec celui de sa nourriture, diffère grandement entre les algues et les poissons (Post, 2002). En effet, les isotopes stables témoignent de l'assimilation intégrée sur une certaine période de temps, celle-ci correspondant au taux de renouvellement du tissu d'un organisme (Kling *et al.*, 1992). Généralement, il dépend directement du taux de renouvellement cellulaire de l'organisme et donc de la taille de celui-ci (Cabana et Rasmussen, 1996). Les organismes positionnés plus haut dans le réseau trophique ont par conséquent des temps de renouvellement isotopiques plus longs. Par exemple, ce temps peut être des semaines pour le zooplancton (Grey, 2000) et des mois pour le tissu musculaire des poissons (Hesslein *et al.*, 1991; 1993; Fig. 1.3). La composition isotopique des tissus d'un organisme correspond donc à la moyenne de la signature isotopique de sa nourriture au cours d'une période correspondant au temps de renouvellement de cet organisme (Post, 2002).

Pour pallier à ces obstacles, l'utilisation d'organismes intégrateurs peut servir à bien estimer les flux et la longueur des chaînes trophiques (Cabana et Rasmussen, 1996). Ces organismes ont une signature isotopique correspondant à la moyenne de leur niveau trophique. Souvent ce sont des organismes filtreurs (moules zébrées, gastéropodes, daphnies) qui sont utilisés puisqu'ils possèdent une faible variation de leur signature dans le temps (Vander Zanden et Rasmussen, 1999).



**Figure 1.3** Fractionnements isotopiques des différents organismes, avec des temps de renouvellement isotopique croissants du phytoplancton au poisson. Figure tirée de Perga (2004).

Ces organismes sont appelés la ligne de base et permettent une estimation des composantes isotopiques plus justes (Post, 2002). Puisqu'il s'agit d'organismes peu sélectifs (filtreurs ou racleurs), leur composition isotopique reflèterait au mieux la composition isotopique de la MO susceptible d'être intégrée dans les réseaux (Perga, 2004).

La présence de lipides dans les échantillons soumis aux analyses isotopiques a été identifiée comme une autre limitation de l'analyse d'isotopes stables, pouvant potentiellement biaiser les résultats et donc notre interprétation biologique des relations trophiques dans un écosystème donné (Ricca *et al.*, 2007). La composition en isotopes du carbone des protéines est proche de celle de la nourriture, tandis que celle des lipides est plus appauvrie en éléments lourds (Perga, 2004). Ainsi, les relations entre la composition isotopique du carbone des tissus analysés et celle de la nourriture dépendent de la composition biochimique de ces tissus : les tissus les



moins gras ont une composition isotopique proche de celle de la nourriture. À ce jour, il n'y a cependant pas encore de consensus sur la façon de traiter les lipides. Il n'est donc pas évident de choisir entre les conserver, les extraire chimiquement ou encore les corriger mathématiquement à l'aide d'une équation de normalisation (Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post *et al.*, 2007; Logan *et al.*, 2008).

L'analyse d'isotopes stables peut être utilisée pour estimer la contribution relative des sources potentielles à la diète d'un consommateur grâce aux modèles appelés les modèles de mélange. Les modèles de mélange plus récemment développés utilisent une approche probabilistique. Ils fournissent, pour chaque source, une proportion de contribution à la diète du consommateur accompagnée par un intervalle de confiance (Phillips, 2001; Phillips et Gregg, 2003; Moore et Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2010). Les modèles de mélange ont cependant leurs limites et ils ont été particulièrement controversés (Phillips, 2001; Phillips et Koch, 2002; Phillips et Gregg, 2003; Moore et Semmens, 2008). Par exemple, il a été confirmé qu'il existe une variabilité sur le fractionnement trophique (Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003; Vanderklift et Ponsard, 2003). Pour le  $^{15}\text{N}$ , la principale source de variabilité est la composition de la source de nourriture (Post, 2002). Les résultats sont différents lorsqu'il s'agit de comparer les fractionnements trophiques entre herbivores, carnivores et détritivores. Pour le  $^{13}\text{C}$ , les sources de variabilité du fractionnement trophique ont été largement débattues mais peu éclaircies encore. Les modèles de mélange ont été améliorés pour pallier à ces difficultés. Ainsi, ils intègrent à présent de plus en plus la variabilité de la composition isotopique des sources (Phillips, 2001; Moore et Semmens, 2008) ou des valeurs de fractionnement trophique propres à chaque organisme (Parnell *et al.*, 2008; 2010).

## 1.4 Objectifs et hypothèses

L'objectif général de ce projet est d'évaluer l'impact de la coupe forestière sur l'habitat et le fonctionnement du réseau trophique de l'omble de fontaine dans des lacs de la forêt boréale.

### **Objectif 1 : Fonctionnement du réseau trophique littoral et alimentation de l'omble de fontaine avant la perturbation**

La MO d'origine terrestre contribue à la productivité et au métabolisme du lac. Cet apport peut varier et ainsi influencer la structure du réseau trophique. Dans ce chapitre, nous voulons caractériser le rôle et la contribution de la MO autochtone et allochtone dans le réseau trophique lacustre par traçage isotopique. Nous cherchons aussi à reconstruire le régime alimentaire de l'omble de fontaine et à identifier des changements dans sa diète liés à la taille du poisson.

Les objectifs spécifiques de ce chapitre sont de :

- (1) Estimer l'importance relative du carbone allochtone (i.e., détritiques de feuilles de plantes terrestres) et autochtone pour le réseau trophique littoral et pour l'omble de fontaine à l'aide du traçage isotopique.

*Hypothèse 1.* La MO allochtone sera la principale source de carbone pour les réseaux trophiques littoraux et pour l'omble de fontaine.

- (2) Identifier le régime alimentaire de l'omble de fontaine ainsi que les changements ontogéniques dans sa diète.

*Hypothèse 2.* La diète de l'omble de fontaine sera composée majoritairement par du zoobenthos.

*Hypothèse 3.* Il y aura des changements dans la diète de l'omble de fontaine liés à la taille du poisson.

## **Objectif 2 : Effet de la coupe forestière sur la qualité de l'eau et sur la nature du COD**

Les coupes forestières peuvent avoir un impact sur les processus biogéochimiques naturels dans les sols de la forêt riveraine adjacente aux écosystèmes lacustres. Ceci affecterait l'exportation des nutriments et du COD dans les lacs ainsi que les propriétés physico-chimiques et biologiques de l'écosystème aquatique. En outre, les techniques de spectroscopie peuvent fournir de l'information sur la source et la composition du COD présent dans un système. Les mesures en fluorescence s'avèrent donc une technique très intéressante pour mieux comprendre l'impact de la coupe forestière sur l'écosystème aquatique.

Les objectifs spécifiques de ce chapitre sont de :

- (1) Analyser l'impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau.

*Hypothèse 1.* Il y aura une augmentation des apports en nutriments dans les lacs ayant subi la coupe forestière.

*Hypothèse 2.* Il y aura une augmentation des apports en COD dans les lacs ayant subi la coupe forestière.

- (2) Analyser l'impact des coupes forestières sur la nature du COD.

*Hypothèse 2.* Il y aura une augmentation du COD d'origine allochtone dans les lacs ayant subi la coupe forestière.

**Objectif 3 : Effets des perturbations de type coupe forestière sur le réseau trophique littoral et sur l'alimentation de l'omble de fontaine**

La déforestation est susceptible d'avoir un impact sur la disponibilité en MO d'origine terrestre. Cela peut modifier le transfert de MO de type allochtone dans les réseaux trophiques lacustres. Par ailleurs, la coupe forestière est susceptible d'altérer le régime alimentaire de l'omble de fontaine, un poisson très convoité par la pêche sportive au Québec. Néanmoins, malgré l'importance économique de l'omble de fontaine, l'impact des coupes forestières sur cette espèce demeure encore mal connu.

Les objectifs spécifiques de ce chapitre sont de :

- (1) Évaluer l'impact des coupes forestières sur le transfert de MO d'origine allochtone dans les réseaux trophiques littoraux mesuré à l'aide du traçage isotopique.

*Hypothèse 1.* Il y aura une diminution de la contribution de la MO allochtone à la diète des invertébrés benthiques dans les lacs ayant subi la coupe forestière.

- (2) Évaluer l'impact des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine ainsi que sur les changements ontogéniques dans sa diète mesuré à l'aide du traçage isotopique

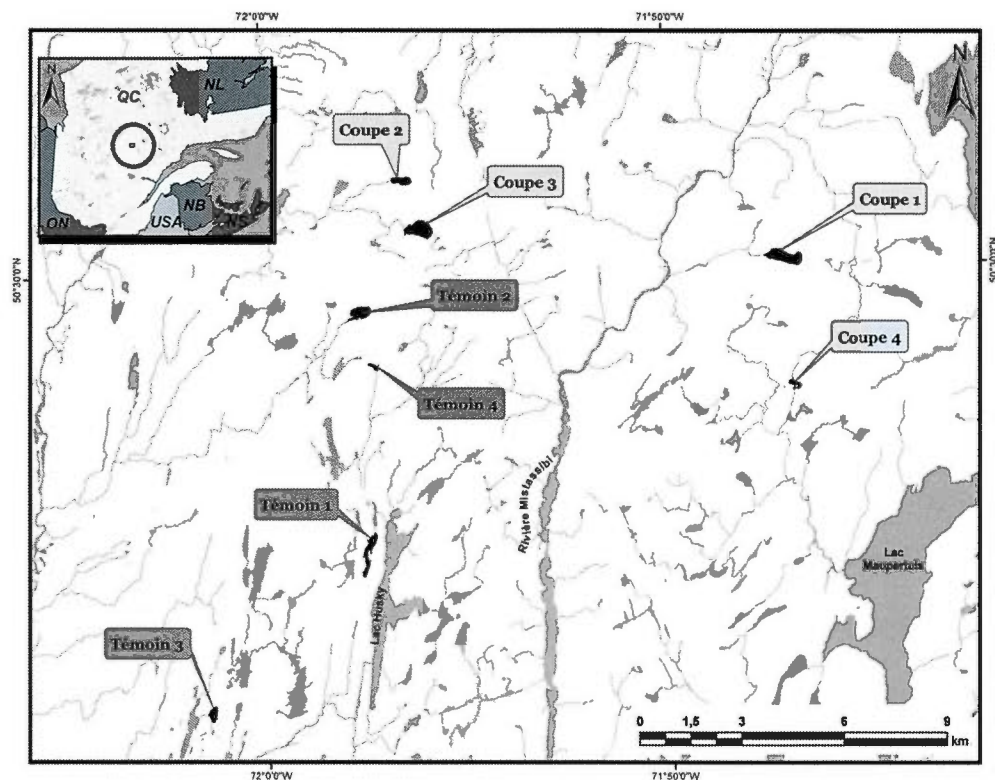
*Hypothèse 2.* L'omble de fontaine aura une alimentation plutôt zooplanctonique dans les lacs ayant subi la coupe forestière.



*Hypothèse 3.* La déforestation aura un impact sur les changements dans la diète de l'omble de fontaine liés à la taille du poisson.

## **1.5 Méthodologie**

La zone d'étude est située dans le bassin hydrographique de la Rivière Mistassibi-Est, à environ 215 km de Dolbeau-Mistassini, sur le territoire d'approvisionnement de Bowater Produits forestiers du Canada Inc (Fig. 1.4). La forêt est principalement constituée de peuplements naturels d'épinette noire qui n'ont jamais fait l'objet d'intervention humaine. La compagnie exploite ce territoire selon une stratégie de coupe mosaïque. La coupe mosaïque est une coupe avec protection de la régénération et des sols. Elle est effectuée de façon à conserver entre deux aires de coupes, une forêt d'une superficie au moins équivalente à la superficie du peuplement récolté (MRNF 2009). L'objectif de ce type de coupe est de maintenir la diversité de la forêt et les besoins des différentes espèces.



**Figure 1.4** Position géographique des huit lacs témoins et des huit lacs coupés (en 2009) échantillonnés en 2008, 2009 et 2010. La figure en mortaise représente la province du Québec et la localisation approximative de la zone d'étude.

Huit lacs avec des caractéristiques morphométriques semblables ont été choisis pour l'étude. Les lacs ont été échantillonnés pendant trois étés consécutifs : 2008, 2009 et 2010. Quatre de ces lacs ont subi les effets de coupes forestières sur leur bassin versant à partir du second été d'échantillonnage (été 2009) (lacs coupe) et quatre lacs n'ont subi aucune perturbation lors de l'étude (lacs témoin). Tous les lacs ont été échantillonnés avant que ne débutent les coupes forestières (été 2008), puis ils ont été re-visités après les coupes (étés 2009 et 2010) (Fig. 1.5). Les huit lacs ont été échantillonnés à une occasion (en juillet) au cours des trois campagnes annuelles consécutives. L'unité d'échantillonnage choisie pour cette étude était le lac. Les noms choisis pour les lacs ont été différents avant (2008) et après les

coupes (2009 et 2010). Ces noms sont présentés dans le Tableau 1.1 et leurs caractéristiques morphométriques dans le Tableau 1.2.

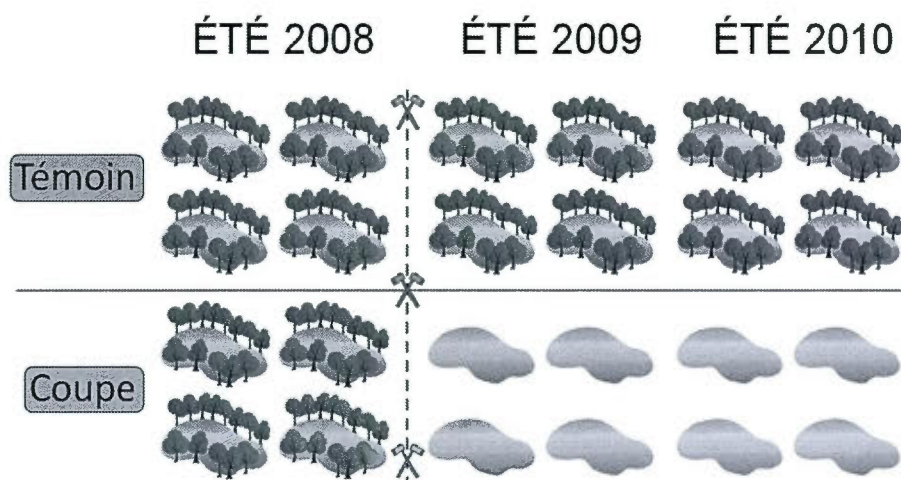
Les coupes forestières ont été menées selon la stratégie de coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Cette stratégie permet le renouvellement rapide de la forêt suite à la coupe et protège les jeunes arbres et le sol forestier (MRNF 2009). Une bande riveraine de 20 mètres a été laissée tout autour des lacs coupés. Tous les lacs correspondent au critère de rapport de drainage plus élevé que 4 (Carignan *et al.*, 2000) et les lacs coupés ont une surface coupée de leur bassin versant supérieure à 40% (Pinel-Alloul *et al.*, 2002; Tableau 1.2)

**Tableau 1.1** Noms des huit lacs avant (été 2008) et après coupes forestières (étés 2009 et 2010)

Année	2008	2009	2010
Lacs	1	T1	T1
	2	T2	T2
	3	T3	T3
	4	T4	T4
	5	C1	C1
	6	C2	C2
	7	C3	C3
	8	C4	C4

**Tableau 1.2** Caractéristiques morphométriques des huit lacs échantillonnés.  
T: témoin; C: coupé

Lac	Surface (km <sup>2</sup> )	Aire de drainage (km <sup>2</sup> )	Ratio drainage / lac	Surface coupé (% du bassin versant)
T1	0,170	0,746	4,388	-
T2	0,169	2,630	15,562	-
T3	0,063	0,523	8,301	-
T4	0,031	0,171	5,516	-
C1	0,288	2,606	9,024	72,9
C2	0,090	1,671	18,567	69,1
C3	0,277	2,138	7,706	71,6
C4	0,043	0,296	6,883	77,0



**Figure 1.5** Plan d'expérience utilisé pour l'échantillonnage en 2008, 2009 et 2010.

Chaque lac a fait l'objet de mesures des caractéristiques de la végétation, du bassin versant, des paramètres physico-chimiques : profondeur de Secchi, température, conductivité, oxygène dissous, pH, matière organique dissoute colorée (cDOM), COD, éléments nutritifs et des variables biologiques : chlorophylle *a*, composition en isotopes stables de l'ombre de fontaine et des sources potentielles de nourriture planctonique, benthique et allochtones. Les variables physico-chimiques du milieu ont été mesurées dans la zone pélagique à l'aide d'une sonde multiparamétrique de type YSI. Une mesure de la transparence de l'eau a été faite à l'aide du disque de Secchi. Des échantillons d'eau ont été prélevés dans la zone littorale à l'aide d'une bouteille Alpha pour la détermination de l'absorption de la lumière par la cDOM et des concentrations en chlorophylle *a* (chl *a*), COD, éléments nutritifs (phosphore et azote totaux et dissous; DIP et DIN respectivement) et MOP. L'épilithon, l'épixylon, les détritres terrestres (détritres de feuilles de plantes terrestres, débris ligneux) et les macrophytes ont été collectés à la main tandis que le sédiment (SOM) a été récolté par carottage. Les organismes zooplanctoniques ont été collectés au moyen d'un filet à plancton de vide de maille de 53µm. Le zoobenthos a

été récolté à l'aide d'un filet troubleau. Les ombles de fontaine ont été échantillonnés avec des filets maillants expérimentaux placés autour des lacs et laissés pendant une nuit.

Les échantillons d'eau servant à la détermination de la biomasse phytoplanctonique ont été filtrés (200 ml ou plus) sur des filtres GF/F. La concentration en chlorophylle *a* a été déterminée, après extraction dans de l'acétone 90% pendant 24 heures à 5°C et à l'obscurité, suivant la méthode de Welschmeyer *et al.* (1994). Les mesures de concentrations en éléments nutritifs (phosphore et azote dissous) et en COD ont été réalisés sur un échantillon d'eau filtré sur un filtre de porosité de 0,2µm. Les éléments nutritifs ont été mesurés avec un autoanalyseur. Le COD a été mesuré à l'aide d'un appareil TOC-5000A (Shimadzu, Kyoto, Japon), selon la méthode de Whitehead *et al.* (2000). Les filtrats ont été placés dans des vials en verre avec un bouchon de Téflon et ont été acidifiés avec 25% v/v H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> (10 µL mL<sup>-1</sup>). Les standards de références du COD ont été produits avec le programme Certified Reference Materials (CRM) d'Hansell. Le PT a été mesuré selon la méthode de Staiton *et al.* (1977), après la digestion des échantillons avec 0,5 g de persulfate de potassium pendant 1 heure à 120 degrés Celsius. La détermination de la signature isotopique de la MOP a été faite après la filtration de l'eau sur des filtres GF/F pré-brûlés à 500°C.

L'absorption de la lumière par le cDOM a été mesurée avec un spectrophotomètre Lambda 12 UV/Vis après filtration d'un échantillon d'eau sur un filtre de porosité de 0,2µm. Les mesures d'absorption ont été faites entre 200 et 600 nm. À partir des valeurs d'absorbance, le coefficient d'absorption ( $a_{\text{cDOM}}(\lambda)$ ) (m<sup>-1</sup>) a été calculé selon l'équation :

$$a_{\text{cDOM}}(\lambda) = 2.303 \times A(\lambda) / l$$



où  $A(\lambda)$  est la valeur d'absorbance à la longueur d'onde de  $\lambda$  est  $l$  est la longueur de la cuve utilisée dans les mesures d'absorbance (en mètres).

Les mesures de fluorescence ont été réalisées avec un fluorimètre Fluoromax-4 HORIBA Jobin Yvon et analysées avec le logiciel FluorEssence v2.1 (Horiba Jobin Yvon). Une matrice de fluorescence en trois dimensions d'excitation-émission (EEM) a été utilisée pour identifier les fluorophores présents dans le COD. L'intervalle pour le spectre d'excitation était entre 250 et 500 nm, avec un incrément séquentiel de 5 nm. Pour le spectre d'émission, l'intervalle était entre 250 et 600 nm, avec un incrément séquentiel de 2 nm. À partir des EEM obtenus, les fluorophores présents dans le COD ont été identifiés et un certain nombre d'indices de fluorescence ont été calculés. Les indices de fluorescence fournissent de l'information qualitative sur la source du COD présente dans l'échantillon. Cette source peut être essentiellement de deux origines : autochtone ou allochtone (Coble 1996; McKnight *et al.*, 2001; Fellman *et al.*, 2010). Les indices qui ont été calculés sont les suivantes :

1. Rapport des pics A/C. Cet indice a été calculé en faisant le rapport des deux pics de fluorescence identifiés dans tous les échantillons. Le premier pic (A) se situe entre 250 et 260 nm pour l'excitation et entre 380 et 480 nm pour l'émission. Le deuxième pic (C) se situe entre 330 et 350 nm pour l'excitation et entre 420 et 480 nm pour l'émission. Ces deux pics sont caractéristiques des substances humiques (Coble 1996).
2. Indice de fluorescence (FI). Cet indice a été calculé en faisant le rapport entre l'intensité d'émission à 470 nm et l'intensité d'émission à 520 nm lorsque l'énergie d'excitation est de 370 nm. Si la valeur du FI est plus élevée que 1,9, la matière organique présente dans l'échantillon serait d'origine autochtone, tandis que si l'indice est plus petit que 1,4, la matière organique présente dans l'échantillon serait d'origine allochtone (McKnight *et al.*, 2001).
3. Indice biologique-autochtone (BIX). Cet indice a été calculé en faisant le rapport entre l'intensité d'émission à 380 nm et l'intensité d'émission à 430 nm lorsque l'énergie d'excitation est de 310 nm. Si la valeur du BIX est située

entre 0,8 et 1, la matière organique présente dans l'échantillon serait d'origine autochtone, tandis que si l'indice est plus petit que 1,7, la matière organique présente dans l'échantillon serait d'origine allochtone (Vacher 2004; Huguet *et al.*, 2009).

4. Absorbance spécifique UV (SUVA). Cet indice a été calculé en faisant le rapport entre l'absorbance à 254 nm et la concentration en COD (mg). SUVA est un indice de l'absorbance par unité de carbone présente dans l'échantillon. À partir des valeurs de SUVA, il est aussi possible de calculer le pourcentage des composantes aromatiques dans l'échantillon à partir de l'équation suivante (Weishaar *et al.*, 2003):

$$\% \text{ aromaticité} = \text{SUVA} \times 6,5 + 3,6$$

5. Pente spectrale. Cet indice a été calculé en ajustant une équation exponentielle sur les valeurs d'absorbance situées entre 265 et 305 nm. Cet indice se rapporte à un rapport de différence d'absorbance sur une différence de longueur d'onde (Galgani *et al.*, 2011).

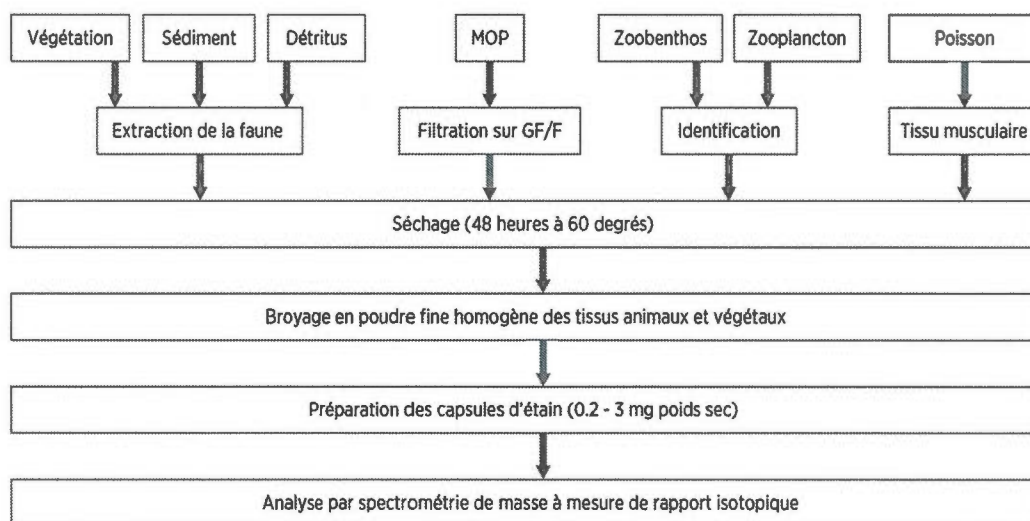
Les échantillons en vue du traçage isotopique en carbone et azote ont été rapportés au laboratoire, triés et congelés pour des analyses ultérieures. Les différentes procédures de traitement des échantillons pour l'analyse isotopique sont présentées à la figure 1.6. Les animaux n'ont pas eu à subir de jeûne de 24 heures suite à leur prise puisque ce traitement fastidieux a été décrit comme ayant un impact négligeable sur la signature isotopique (Jardine *et al.*, 2005; Anderson et Cabana, 2007). De plus, l'étape d'acidification a été omise lors du procédé de préparation pour la détection isotopique. Selon l'étude de Carabel *et al.* (2006), l'acidification est une étape de la préparation des échantillons qui influence beaucoup la signature isotopique obtenue en  $^{15}\text{N}$ . Lorsque les rapports entre C:N sont très élevés (>4), le contenu en lipides peut avoir un impact sur la signature en  $^{13}\text{C}$  (Rau *et al.*, 1992; Focken et Becker, 1998). Lors de notre analyse nous avons

obtenu des rapports plutôt faibles en C:N (<4) et donc nous n'avons pas procédé à l'extraction de lipides dans les échantillons.

La végétation (détritiques de feuilles de plantes terrestres) et le sédiment ont été triés pour l'extraction de la macro- et la meiofaune. Le zooplancton a été identifié jusqu'à l'ordre à l'aide d'Edmondson (1959). Le zoobenthos a été identifié jusqu'à la famille à l'aide de la clé de Merritt et Cummins (1998). Pour l'analyse isotopique des poissons, une partie du tissu musculaire a été pris. Les échantillons ont été séchés à 60 degrés Celsius pendant 48 heures et ensuite ils ont été réduits en poudre (exceptant la MOP qui a été gardée avec le filtre). Les filtres et la poudre ont été encapsulés dans des capsules d'étain pour être analysés avec un spectromètre de masse. L'acquisition et le traitement des données ont été réalisés avec le logiciel Isodat 2. Les rapports en isotopes stables ont été exprimés en  $\delta$  (‰) selon l'équation:

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

où X c'est  $^{13}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}$  et R sont les rapports  $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$  respectivement. L'erreur du spectromètre de masse est de  $\pm 0.30$  ‰ pour le C et de  $\pm 0.18$  ‰ pour le N.



**Figure 1.6** Schéma des différentes étapes de traitement des échantillons pour l'analyse isotopique.

La contribution des différents types de nourriture à la diète des invertébrés et de l'omble de fontaine a été mesurée à l'aide d'un modèle Bayésien de mélange isotopique, disponible gratuitement sur le logiciel R (SIAR : Stable isotope analysis in R, Parnell *et al.*, 2008; 2010). Les avantages de ce modèle par rapport aux modèles précédents sont qu'il peut incorporer les facteurs d'enrichissement trophique dans le modèle ainsi que la dépendance des concentrations en carbone et en azote (en assumant que pour chaque élément, la contribution en carbone et en azote de ce source est proportionnelle à la concentration en carbone et en azote présents dans l'élément). Ce modèle nous a permis de transformer les rapports en isotopes stables en composition de la diète et d'établir ainsi la contribution proportionnelle de chaque source alimentaire à la diète des invertébrés et à la diète de l'omble de fontaine.

Des analyses de variance ont été effectuées pour comparer les variables abiotiques (CDOM, COD, PT, DIN, DIP), les variables de fluorescence et les variables biotiques (chl a). Le modèle ANOVA a trois facteurs : traitement

(coupe/control, facteur fixe), lac (facteur aléatoire) et année (facteur fixe) et leurs interactions. Le principal facteur d'intérêt pour évaluer l'impact des coupes forestières est celui de l'interaction entre le traitement et l'année. Lorsque cette interaction était significative, le test de comparaison *a posteriori* de Tukey a été utilisé.

Des analyses de variance permutationnelles multivariées ont aussi été effectuées (PERMANOVA ver. 1.6, Anderson, 2005) en utilisant la distance de similarité Euclidienne (Clarke et Gorley, 2001). Ce test a la même structure et les mêmes facteurs que les tests des ANOVAs décrits précédemment mais il utilise les permutations afin de déterminer la distribution du test statistique.

Les valeurs en isotopes stables en azote versus les valeurs en carbone ont été représentées ensemble pour la MOP, le SOM, le détritus, le périphyton, les macrophytes, le zooplancton, le zoobenthos et l'omble de fontaine. Des analyses par ANOVA ont été utilisées pour comparer les valeurs isotopiques des différentes organismes avec les mêmes trois facteurs déjà mentionnés.

Pour évaluer les changements dans l'alimentation avec la taille de l'omble de fontaine, les valeurs isotopiques en carbone et en azote ont été représentées en fonction de la taille du poisson. Une régression linéale a été ensuite calculée pour chaque année et chaque traitement et des analyses de covariance (ANCOVAs) ont été utilisées pour comparer les régressions entre les lacs (Chap. II), les années et les traitements (Chap. IV).



## CHAPITRE II

### DETERMINATION OF FOOD SOURCES FOR BENTHIC INVERTEBRATES AND BROOK TROUT (*SALVELINUS FONTINALIS*) IN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES USING STABLE ISOTOPE ANALYSIS

---

*Aquatic Biology*, 2012. Vol. 17 : 107 – 117

Patricia Glaz<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup> et Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de biologie et centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup>Laboratoire des sciences aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, QC, G7H 2B1, Canada

#### *Contribution des auteurs (initiales)*

Mise en place du protocole expérimental : PG, CN

Récolte des données : PG, CN

Analyse des données : PG

Rédaction du manuscrit : PG

Commentaires et correction du manuscrit : PS, CN

Financement : PS, CN

## 2.1 Abstract

Subsidies of allochthonous matter in lake ecosystems can be important. Yet understanding patterns of energy dependence of littoral invertebrates and fish is limited. We measured carbon and nitrogen stable isotopes values for primary producers, terrestrial detritus, benthic macroinvertebrates, zooplankton and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in eight oligotrophic Canadian Boreal Shield lakes to determine food sources that support benthic consumers and brook trout. Mixing models used to determine animal diets from stable isotope analysis showed leaf-litter to be the principal food source for benthic primary consumers in six out of eight lakes, suggesting a significant contribution of carbon originating from terrestrial habitat to the littoral food web. Brook trout derived its carbon mainly from benthic predatory macroinvertebrates in all lakes, with a contribution ranging from 60 to 90%. Zooplankton also contributed to brook trout diet in three of eight lakes, ranging from 28 to 37%.  $\delta^{15}\text{N}$  increased from primary producers to consumers at different trophic positions in all lakes. Nitrogen isotopic signatures of brook trout became more positive with increasing fish length, indicating a change in fish foraging strategy related to its size. Our study suggests that carbon from terrestrial habitat may be a significant contribution to the food web of oligotrophic Canadian Boreal Shield lakes. This study also highlights the importance of carbon originating from benthic habitats to support brook trout in small oligotrophic boreal lakes.

**Key words:** allochthonous subsidies, benthic macroinvertebrates, zooplankton, brook trout, diet breadth, size-related diet shift, stable isotopes, boreal lakes

## 2.2 Introduction

Organic matter that supports consumers in lakes can be produced within the ecosystem (autochthonous matter) or imported into the systems from adjacent terrestrial habitats (allochthonous matter). In low-productivity lakes that dominate in the boreal ecoregion, the relative availability of these resources is controlled by allochthonous terrestrial inputs (i.e., leaf litter falling from riparian vegetation) (Ask *et al.*, 2009; Karlsson *et al.*, 2009). Thus, lakes are coupled to watershed inputs of organic matter as movements of organic matter connect terrestrial ecosystems with aquatic food webs (Pace *et al.*, 2004). Moreover, because the vast majority of lakes in this region are small and shallow and their perimeter:area ratios are relatively high (Schindler and Scheuerell, 2002), they can be highly influenced by allochthonous organic matter of terrestrial origin (Weidel *et al.*, 2008; Premke *et al.*, 2010; Solomon *et al.*, 2011).

Littoral zones are known to receive large inputs of allochthonous matter from riparian vegetation (Schindler and Scheuerell, 2002). Most current studies have focused on the pelagic food webs. However, littoral benthic pathways often play a key role in lake production and food web dynamics (Vadeboncoeur *et al.*, 2002). Indeed, littoral benthic macroinvertebrates are an important heterotrophic component of lake ecosystems and constitute a link between basal resources and upper trophic levels in the food web such as fishes (Vander Zanden and Vadeboncoeur, 2002; Vander Zanden *et al.*, 2006). Knowledge of the relative importance of allochthonous matter sources supporting benthic macroinvertebrates and ultimately fish is still poor (Carpenter *et al.*, 2005; Solomon *et al.*, 2008). However, Cole *et al.* (2006) showed that in oligotrophic lakes between 60 and 85 % of benthic macroinvertebrates used allochthonous organic matter to meet their energy requirements.

A variety of processes at multiple trophic levels create linkages among terrestrial, pelagic and benthic energy pathways in lakes (Schindler and Scheuerell, 2002;

Vadeboncoeur *et al.*, 2002). For instance, benthic consumers may utilize dissolved or particulate detritus of terrestrial origin, and fishes may consume benthic, pelagic, or terrestrial prey (Solomon *et al.*, 2011). Many fishes use both benthic and pelagic habitats or undergo ontogenic habitats shifts, integrating benthic and pelagic food webs (Vadeboncoeur *et al.*, 2002). Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) is a widely distributed and economically important fish species of eastern Canadian Boreal Shield lakes (Power, 1980). It has been identified as a generalist carnivore fish that feeds mainly on benthic macroinvertebrates (Tremblay and Magnan, 1991; Lacasse and Magnan, 1992), but also on zooplankton, terrestrial insects (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007) and fish, including brook trout (Magnan, 1988; Lacasse and Magnan, 1992). Recent studies have shown that stable isotope signatures could be used to identify intraspecific shifts in feeding strategies of brook trout (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007). However, little is known about brook trout diet and size-related diet shifts in lakes of the Canadian Boreal Shield.

In this study, we measured naturally occurring carbon and nitrogen stable isotope ratios of basal resources (terrestrial detritus, macrophytes, periphyton, sediment organic matter), benthic organisms, zooplankton and brook trout in eight oligotrophic Canadian Boreal Shield lakes. Using stable isotope analysis we examined feeding relationships among consumers. Our objectives were to: 1) determine the ultimate sources from which benthic primary consumers derive their energy in order to evaluate the relative importance of allochthonous organic matter for these consumers and 2) identify brook trout diet breadth and size-related diet shifts.

## **2.3 Methods**

### **2.3.1 Study area**

The study was conducted in the province of Quebec, on the Boreal Shield, on the Mistassibi River drainage basin. The study area is dominated by virgin black spruce (*Picea mariana*) forests. Eight oligotrophic lakes with similar morphometric characteristics were selected in a territory covered by pristine boreal forest that was recently accessible by a network of forestry roads (Table 2.1). In all lakes, the only fish species found was brook trout except for lake 8, in which brook trout coexists with white sucker (*Catostomus commersoni*).

### 2.3.2 Sampling

Eight lakes were sampled in July 2008. Water samples and pH measurements were taken at five littoral sampling stations set uniformly around each lake. pH was measured at the sub-surface at each sampling station using a YSI 556 MPS probe. Water transparency was estimated with a Secchi disk at the deepest part in each lake. Water samples (4L) were collected at each littoral station at 50 cm below the surface with an Alpha bottle for the determination of chlorophyll *a* (chl *a*), dissolved organic carbon (DOC), total phosphorous (TP) concentrations and isotopic analysis of particulate organic matter (POM). Terrestrial detritus (leaf litter, woody debris), macrophytes, periphyton (epilithon and epixylon), surface sediment organic matter (SOM), benthic macroinvertebrates, zooplankton and brook trout were sampled for stable isotope analysis. Terrestrial detritus, macrophytes and SOM were hand-collected in the littoral zone of lakes and placed in scintillation vials. Periphyton was collected by scraping from rocks and woody debris in the littoral zone and placed in scintillation vials. Benthic invertebrates were collected in the littoral zone using a Turtox D-net with a mesh size of 500 µm ( $n = 3$  replicates per station) and placed in cooler boxes. Zooplankton samples were obtained by towing a plankton net (mouth opening 20 cm, mesh 53µm) mounted alongside a boat for 5-10 min. Zooplankton were then placed in Ziploc® bags containing water. Fish were captured with six experimental gill nets, according to the Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife standard protocol (mesh sizes of 1", 1½", 2", 2½" 3", 3½") set simultaneously



**Table 2.1** Lake characteristics of the eight studied Canadian Boreal Shield lakes. pH, chl *a*, dissolved organic carbon (DOC) and total phosphorous (TP) are reported as means (SD) over the five sampling stations on the photic zone. Lake 3 was not deep enough for sampling secchi depth

	Lake 1	Lake 2	Lake 3	Lake 4	Lake 5	Lake 6	Lake 7	Lake 8
Latitude N	50° 25' 44"	50° 29' 22"	50° 23' 13"	50° 28' 34"	50° 30' 9"	50° 31' 25"	50° 30' 40"	50° 28' 11"
Longitude W	71° 57' 28"	71° 57' 32"	72° 1' 24"	71° 57' 15"	71° 47' 1"	71° 56' 26"	71° 56' 5"	71° 46' 51"
Lake area (km <sup>2</sup> )	0.170	0.169	0.063	0.031	0.288	0.090	0.277	0.043
Catchment area (km <sup>2</sup> )	0.916	2.799	0.586	0.202	2.895	1.761	2.416	0.339
Drainage area (km <sup>2</sup> )	0.746	2.630	0.523	0.171	2.606	1.671	2.138	0.296
Maximum depth (m)	5	2	0.5	2	9	4.5	7.5	2
Secchi depth (m)	1.25	1.50	n/a	1.75	1.50	1.65	1.40	1.40
pH	5.92 (0.10)	5.75 (0.02)	5.94 (0.05)	5.87 (0.07)	5.92 (0.06)	5.02 (0.05)	5.62 (0.15)	5.38 (0.28)
Chl <i>a</i> (mg m <sup>-3</sup> )	0.427 (0.065)	0.390 (0.061)	0.617 (0.200)	0.363 (0.050)	0.982 (0.212)	0.546 (0.060)	0.681 (0.161)	0.486 (0.072)
DOC (mg l <sup>-1</sup> )	10.78 (0.57)	12.06 (0.58)	12.56 (1.01)	12.33 (0.48)	11.91 (0.73)	9.82 (0.40)	8.98 (0.43)	13.73 (1.04)
TP (µg l <sup>-1</sup> )	5.05 (0.26)	4.95 (0.52)	5.77 (0.50)	5.13 (1.01)	5.09 (0.70)	4.69 (0.47)	5.26 (0.70)	4.05 (0.55)

around the lake, perpendicular to the shore with the small mesh always set toward the shore. Gill nets were left over night for 12 hours. All fish samples were placed in cooler boxes and transported to the laboratory for processing.

### 2.3.3 Sample preparation and analyses

Water samples for the determination of chl *a* were filtered (200 ml or more) onto Whatman GF/F filters. Pigments were extracted for 24 h in 90% acetone, at 5°C in the dark without grinding. Chl *a* was determined using Welschmeyer *et al.* (1993) method. DOC was determined by filtering subsamples of water through precombusted (500°C, 5 h) Whatman GF/F filters. The filtrate was placed in glass vials with teflon-lined caps and acidified with 25% v/v  $\text{H}_3\text{PO}_4$  ( $10 \mu\text{L mL}^{-1}$ ). DOC values were obtained using a TOC-5000A analyzer (Shimadzu, Kyoto, Japan), following the protocol of Whitehead *et al.* (2000). DOC reference standards were produced by the Hansell's Certified Reference Materials (CRM) program. Total phosphorous (TP) was measured using the molybdenum blue method (Staiton *et al.*, 1977) after autoclaving 50 ml samples with 0.5 g of potassium persulfate for 1 h at 120°C. For the determination of isotopic signatures of POM, subsamples of water were filtered through precombusted (500°C, 5 h) Whatman GF/F filters and stored frozen at -20°C until analysis. Terrestrial detritus, macrophytes, periphyton and SOM samples were cleared and separated with aid of a dissecting microscope. Benthic macroinvertebrates and zooplankton samples were identified at the order or family level using Merrit and Cummins (1998) and Edmondson (1959) respectively. After identification, benthic macroinvertebrates were frozen separately at -20°C while zooplankton was frozen as a pool of organisms at -20°C. The total length of each brook trout was recorded. A 2 cm square and 1 cm deep block of dorsal white muscle without skin sample was taken from 25 brook trout in each lake. All muscle samples were kept frozen at -20°C in scintillation vials until analysis.

### 2.3.4 Stable isotope analyses

POM filters, terrestrial detritus, macrophytes, periphyton, SOM, whole benthic invertebrates, zooplankton, and brook trout samples were dried at 60°C for 48 h. Mortar and pestle were thereafter used to grind samples into a fine powder (excepting for POM filters). Powder and filter samples were then encapsulated in pressed tin capsules (5 x 9 mm) and tin foil cups (Costech Analytical Technology), respectively. Encapsulated dry mass was approximately 1 mg for terrestrial detritus, macrophytes, periphyton, benthic invertebrates, zooplankton, and brook trout muscle tissue and 3 mg for SOM. Lipid correction techniques were not considered in our analyses because of low C/N ratio values (Vander Zanden and Rasmussen, 1999). Previous studies showed that lipids are lower in animals analyzed as muscle tissue, as in our study for fish, than animals analyzed as whole (McCutchan *et al.*, 2003). C/N ratio values for fish varied between 3.9 (lake 7) and 4.7 (lake 6) in our study.

Analyses of stable isotopes ratios of C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and N ( $\delta^{15}\text{N}$ ) were carried out at the Institut des sciences de la mer (ISMER, Rimouski, Quebec, Canada) using a COSTECH ECS 4010 Elemental Analyser coupled with a DeltaPlus XP Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS, Thermo Electron Co). System control as well as acquisition and treatment of the data were carried out using the Isodat 2 software. Stable isotope ratios were expressed in  $\delta$  notation as parts per thousand (‰) according to the equation:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \quad (2.1)$$

where X is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and R is the corresponding  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratios.

International standards used for the measurement were Vienna Pee Dee Belemite (VPDB) limestone for  $^{13}\text{C}$  and atmospheric nitrogen for  $^{15}\text{N}$ . Regional

standards for in-lab normalization regressions to determine sample delta values were anhydrous caffeine (Sigma Chemical Co., St-Louis, USA), Mueller Hinton Broth (Becton Dickinson, USA) and *Nannochloropsis*, respectively. These homemade standards were calibrated once a year using standards from the National Institute of Standards and Technology (NIST, USA). Replicate analyses of standards gave analytical errors (SD) of  $\pm 0.30$  ‰ for C and  $\pm 0.18$  ‰ for N.

### 2.3.5 Data analyses

To estimate the relative contribution of the different food sources to the diet of benthic invertebrates and brook trout, we adopted a Bayesian multi-source stable isotope mixing model, available as an open source R package (SIAR, Parnell *et al.*, 2010). SIAR takes data on organism isotopes and fits a Bayesian model to their dietary habits based upon a Gaussian likelihood with a dirichlet distribution prior mixture on the mean. SIAR offers a number of advantages over earlier mixing models: it can incorporate trophic enrichment factors within the model and known C and N concentrations dependence, assuming that for each element, a source's contribution is proportional to the contributed mass times the elemental concentration in that source. We assumed a trophic enrichment of +1‰ for  $^{13}\text{C}$  (De Niro and Epstein, 1978) and +3.4‰ for  $^{15}\text{N}$  (Minagawa and Wada, 1984). To assess these trophic enrichment assumptions, we combined organisms into main groups of consumers: zooplankton, benthic primary consumers and predatory macroinvertebrates and calculated average  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  for each group.

Using *Daphnia spp.* as the baseline trophic level, trophic position of consumers was calculated using the formula given in Vander Zanden and Rasmussen (2001):

$$\text{Trophic position}_{\text{consumer}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / f + 2 \quad (2.2)$$

where  $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$  is the  $\delta^{15}\text{N}$  value of the consumer for which the trophic position is estimated,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$  is the  $\delta^{15}\text{N}$  of the baseline organism, 2 is the expected trophic position of the organism used to estimate baseline  $\delta^{15}\text{N}$ , and  $f$  is the fractionation factor between a predator and its prey which corresponds to one trophic level. We used the fractionation factor of 3.4‰ as proposed by Minagawa and Wada (1984) and generally used in studies estimating trophic position of aquatic consumers (Vander Zanden *et al.*, 1997). Stable isotopes of carbon and nitrogen were also individually plotted against fish length in each lake. Simple linear regression was then calculated for each lake.

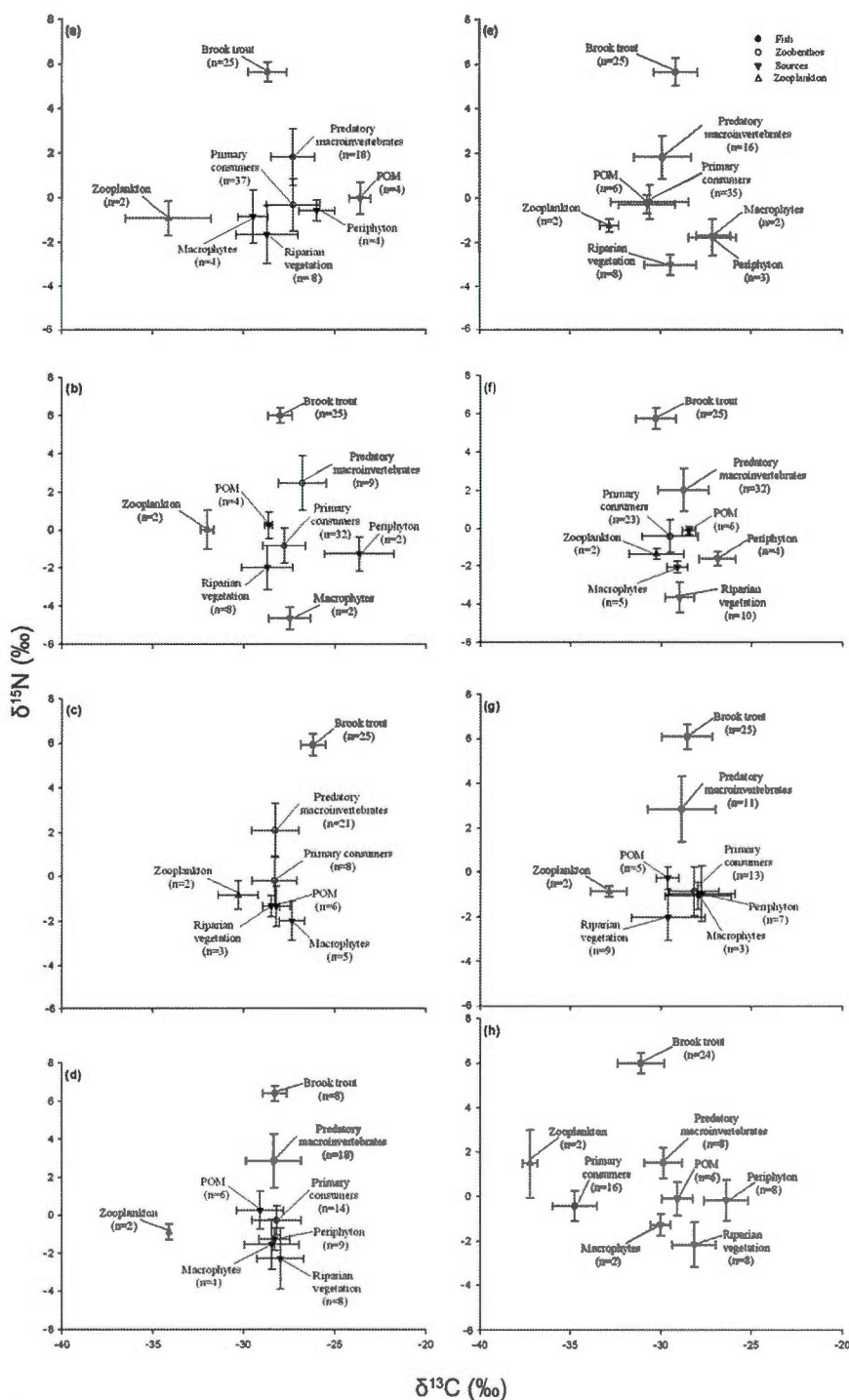
## 2.4 Results

Physico-chemical data for the eight lakes are outlined in Table 2.1. The lakes are small (0.031–0.288 km<sup>2</sup>) as well as their catchments (0.202–2.895 km<sup>2</sup>). All the lakes are relatively shallow (maximum depth <9 m) and exhibited low levels of phytoplankton biomass (chl *a*) but high DOC concentrations (Table 2.1). This is typical of oligotrophic Canadian Shield lakes, which are slightly acidic, with high concentrations of humic materials (Power *et al.*, 2002).

### 2.4.1 Benthic consumers and potential food sources

Mayflies (Ephemeroptera), corixids (Corixidae), amphipods (Amphipoda) and caddisflies (Trichoptera), all of them non-predatory macroinvertebrates, were grouped as benthic primary consumers. Leeches (Hirudinea), water mites (Hydracarina), dragonflies (Anisoptera), damselflies (Zygoptera), dysticids (Dysticidae) and alderflies (Sialidae), all of them active predators, Empidids (Empididae) and Chironomids (Chironomidae) which are mainly predators, were enriched in <sup>15</sup>N relative to primary consumers in all lakes (Fig. 2.1).





**Figure 2.1**  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of potential food sources and brook trout for eight lakes: (a) Lake 1; (b) Lake 2; (c) Lake 3; (d) Lake 4; (e) Lake 5; (f) Lake 6; (g) Lake 7 and (h) Lake 8. Error bars represent the mean  $\pm$  SE. POM: particulate organic matter.

Consequently, these organisms were pooled as predatory macroinvertebrates. A mixing model was performed to evaluate basal resources contribution to benthic primary consumers. Benthic primary consumers derive their carbon mainly from leaf litter in all lakes (Table 2.2). However, in lakes 1 and 2 epilithon and epixylon also contributed to their diet, with mean contributions of 43 and 46% respectively (Table 2.2).

#### 2.4.2 Brook trout diet-breath

Brook trout mean carbon isotope ratios ranged from -31.1 (lake 8) to -26.2 ‰ (lake 3) and mean nitrogen isotope ratios ranged from 5.6 (lake 1) to 6.4‰ (lake 4). Both  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures for brook trout were well separated from its potential prey items in all lakes. Brook trout were enriched in  $^{15}\text{N}$  relative to all other sources in all lakes (Fig. 2.1). The mixing model confirmed that brook trout derive their carbon biomass mainly from predatory benthic macroinvertebrates in all lakes, with feasible mean contributions ranging from 60 (lake 2) to 90% (lake 3) (Table 2.3). However, in lakes 1, 2 and 8, zooplankton also appeared as a potentially important food resource with feasible mean contributions of 28, 37 and 32% respectively. The mixing model also indicated that brook trout do not depend on benthic primary consumers for food (Table 2.3).

**Table 2.2** Bayesian mixing model (SIAR) results for benthic primary consumers in eight lakes. Values represent the mean and the 1<sup>st</sup> to 99<sup>th</sup> percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold

<i>Lake</i>	<i>Leaf litter</i>	<i>Epilithon</i>	<i>Epixylon</i>	<i>Macrophytes</i>	<i>POM</i>
Lake 1	<b>43; 26-59</b>	abs	<b>43; 29-56</b>	7; 0-20	6; 0-19
Lake 2	<b>36; 10-58</b>	10; 0-20	abs	<b>46; 28-66</b>	7; 0-19
Lake 3	<b>44; 25-63</b>	3; 0-9	abs	27; 0-49	26; 0-49
Lake 4	<b>52; 40-66</b>	17; 0-35	10; 0-26	13; 0-31	7; 0-20
Lake 5	<b>95; 90-99</b>	2; 0-5	abs	1; 0-4	1; 0-3
Lake 6	<b>78; 68-87</b>	abs	4; 0-11	6; 0-17	8; 0-17
Lake 7	<b>47; 23-71</b>	7; 0-20	22; 0-44	11; 0-27	11; 0-31
Lake 8	<b>57; 45-70</b>	7; 0-20	10; 0-25	12; 0-28	13; 0-28

**Table 2.3** Bayesian mixing model (SIAR) results for brook trout in eight lakes. Values represent the mean and the 1<sup>st</sup> to 99<sup>th</sup> percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold

<i>Lake</i>	<i>Zooplankton</i>	<i>Benthic primary consumers</i>	<i>Predatory macroinvertebrates</i>
Lake 1	<b>28; 20-36</b>	3; 0-9	<b>68; 58-79</b>
Lake 2	<b>37; 30-45</b>	2; 0-7	<b>60; 51-68</b>
Lake 3	2; 0-5	8; 0-17	<b>90; 80-99</b>
Lake 4	13; 0-24	14; 0-35	<b>73; 48-93</b>
Lake 5	5; 0-13	8; 0-19	<b>86; 74-97</b>
Lake 6	6; 0-14	7; 0-17	<b>86; 76-97</b>
Lake 7	13; 0-23	6; 0-15	<b>80; 70-89</b>
Lake 8	<b>32; 23-42</b>	3; 0-8	<b>64; 55-73</b>

#### 2.4.3 Trophic position

$\delta^{15}\text{N}$  increased from primary producers to consumers at different trophic positions in all lakes (Fig. 2.1), indicating that the heavy nitrogen isotope ( $^{15}\text{N}$ ) was preferentially retained during nutrient assimilation and incorporation into animal tissues. Brook trout were enriched in  $^{15}\text{N}$  by 3.77‰ relative to predatory

macroinvertebrates when all lakes were pooled (Table 2.4). However, predatory macroinvertebrates were only enriched by 2.60‰ in  $^{15}\text{N}$  relative to benthic primary consumers (Table 2.4).

Mean trophic position of consumers was significantly different among the three main trophic groups examined in all lakes (Table 2.5). The *a posteriori* Tukey test confirmed the existence of significant differences for all paired combinations in all lakes. Predatory macroinvertebrates had a mean trophic position significantly higher than benthic primary consumers and fish had a significantly higher trophic position than both benthic primary consumers and predatory macroinvertebrates in all lakes (Table 2.5).

**Table 2.4** Mean  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\pm$  SD) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  SD) ratios of principal groups of consumers. All lakes were pooled

	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Fish	5.93 (0.48)	-28.70 (1.02)
Predatory macroinvertebrates	2.16 (1.20)	-28.52 (1.40)
Benthic primary consumers	-0.44 (0.93)	-29.33 (1.45)
Zooplankton	-0.57 (0.64)	-32.97 (0.91)

**Table 2.5** Mean ( $\pm$  SD) trophic-position estimates in all lakes and ANOVA result of benthic primary consumers, predatory macroinvertebrates and fish in eight lakes. The *a posteriori* Tukey test confirmed the existence of significant differences for all paired combinations in all lakes. Significance level  $\alpha=0.05$

	Benthic primary consumers	Predatory macroinvertebrates	Fish	F	p
Lake 1	2.31 (0.34)	2.87 (0.41)	4.09 (0.13)	240.71	< 0.001
Lake 2	2.21 (0.43)	2.97 (0.52)	3.97 (0.12)	168.10	< 0.001
Lake 3	2.63 (0.33)	3.23 (0.38)	4.41 (0.14)	172.34	< 0.001
Lake 4	2.25 (0.21)	3.18 (0.53)	4.22 (0.12)	90.04	< 0.001
Lake 5	2.40 (0.24)	3.11 (0.30)	4.09 (0.18)	446.22	< 0.001
Lake 6	2.23 (0.25)	2.91 (0.34)	4.03 (0.16)	269.27	< 0.001
Lake 7	1.90 (0.26)	2.99 (0.44)	4.00 (0.16)	323.14	< 0.001
Lake 8	2.08 (0.32)	2.73 (0.25)	3.85 (0.14)	324.13	< 0.001
Mean	2.25	2.99	4.08		

#### 2.4.4 Size-related diet shift of brook trout

Brook trout mean length ranged from 192 (lake 8) to 245 mm (lake 2). Brook trout showed great variability in  $\delta^{13}\text{C}$  values and it became significantly more depleted in  $^{13}\text{C}$  with increasing length in lakes 2, 4 and 8 (although in lake 4 sampling size was low,  $n = 8$ , comparing to the other lakes ( $n=25$ )). Lakes 1, 3, 5, 6 and 7 did not show any particular pattern in relation to increasing fish length (Fig. 2.3a, Table 2.6). Brook trout became significantly more enriched in  $^{15}\text{N}$  with increasing body length in all lakes but lake 4 and was also significant when all lakes were pooled (Fig. 2.3b, Table 2.7).

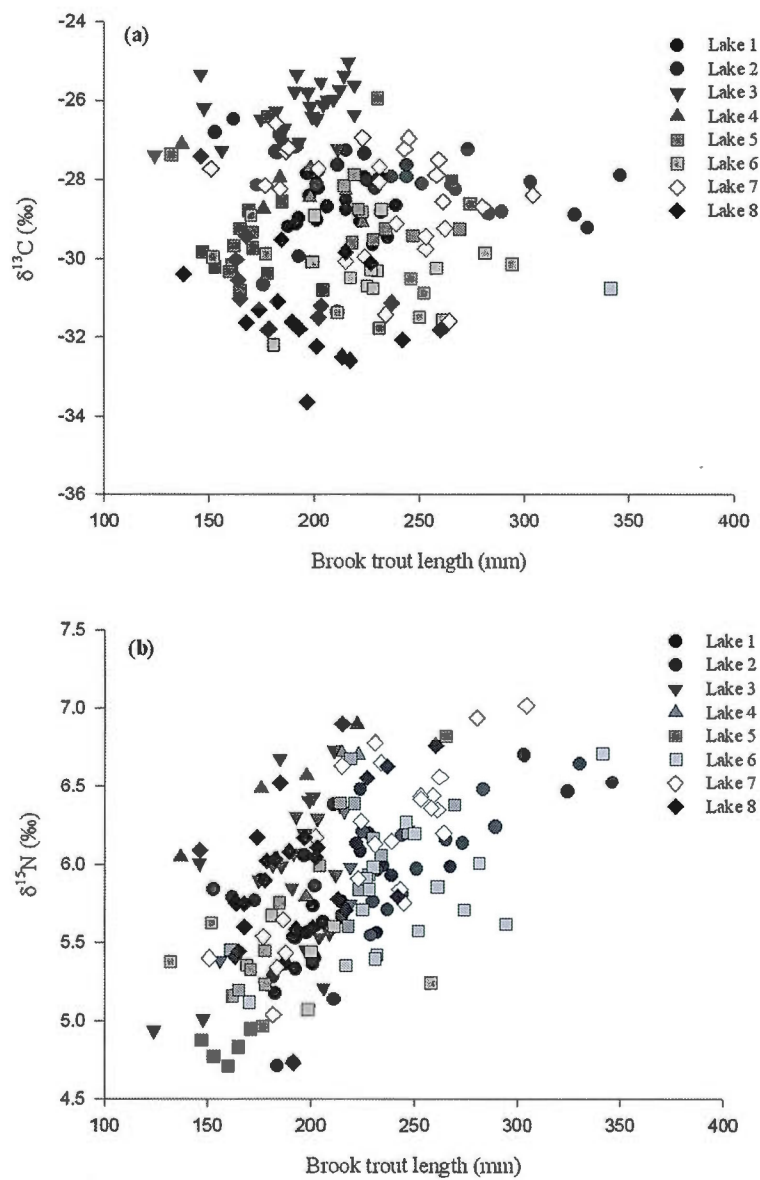
**Table 2.6** Simple regression results of  $\delta^{13}\text{C}$  vs. brook trout length in eight lakes. (\*)  $p < 0.05$ , (\*\*)  $p < 0.001$

Lake	<i>n</i>	Slope	$r^2$	<i>F</i>	<i>p</i>
Lake 1	25	0.0008	0.0003	0.0061	0.9383
Lake 2	24	-0.0081	0.4058	15.0264	0.0008 (**)
Lake 3	25	0.0104	0.1508	4.0847	0.0551
Lake 4	8	-0.0173	0.5643	7.7710	0.0317 (*)
Lake 5	25	0.0125	0.1436	3.8573	0.0617
Lake 6	24	-0.0072	0.0911	2.2056	0.1517
Lake 7	25	-0.0125	0.1176	3.0645	0.0934
Lake 8	24	-0.0185	0.1899	5.3916	0.0294 (*)
All lakes	180	-0.0054	0.0150	2.7473	0.0992

**Table 2.7** Simple regression results of  $\delta^{15}\text{N}$  vs. brook trout length in eight lakes. (\*)  $p < 0.05$ , (\*\*)  $p < 0.001$

Lake	<i>n</i>	Slope	$r^2$	<i>F</i>	<i>p</i>
Lake 1	25	0.0117	0.3302	11.3376	0.0027 (**)
Lake 2	24	0.0045	0.5807	30.4728	< 0.0001 (**)
Lake 3	25	0.0095	0.2344	7.0408	0.0142 (*)
Lake 4	8	0.0086	0.3880	3.8047	0.0990
Lake 5	25	0.0152	0.7891	86.0649	< 0.0001 (**)
Lake 6	24	0.0054	0.3904	14.0915	0.0011 (*)
Lake 7	25	0.0114	0.6383	40.5921	< 0.0001 (**)
Lake 8	24	0.0075	0.2704	8.1535	0.0092 (*)
All lakes	180	0.0064	0.2490	59.3456	< 0.0001 (**)





**Figure 2.2** Changes in brook trout (a)  $\delta^{13}\text{C}$  and (b)  $\delta^{15}\text{N}$  signatures with increasing fish length in eight lakes.

## 2.5 Discussion

Leaf-litter appeared to be the principal carbon source for benthic primary consumers in seven out of our eight lakes, suggesting a significant contribution of allochthonous matter to the littoral food web. Brook trout seemed to derive their food mainly from benthic predatory macroinvertebrates in all lakes, although zooplankton also contributed to brook trout diet in three out of eight lakes. Size-related diet shift was also observed for brook trout as they became  $^{15}\text{N}$ -enriched with increasing body length. However, no consistent pattern was observed for  $\delta^{13}\text{C}$  values.

### 2.5.1 Carbon flow in lake food webs

In oligotrophic lakes, humic matter originating in the catchment can be an important contribution of allochthonous matter for aquatic organisms (France, 1997). Moreover, the loading of allochthonous matter can greatly exceed autochthonous primary production (Carpenter *et al.*, 2005). High DOC concentrations strongly influences light penetration in lakes (Carignan *et al.* 2000; Karlsson *et al.*, 2009) and presents an unfavorable environment for photosynthetic fixation of carbon *in situ* by autotrophic phytoplankton (Jones, 1992), limiting autochthonous production. This is consistent with the low chl *a* values and the high DOC values encountered in our studied lakes.

This study demonstrates that allochthonous matter (leaf litter) is the main food source contributor of benthic primary consumers, although benthic algae also contributed to their diet in lakes 1 and 2. Also, since primary consumers are prey for predatory invertebrates (Merrit and Cummins, 1998) that are, in turn, principal dietary items for fish, allochthonous matter assimilated by primary consumers is transferred up to the food web. Benthic invertebrates would be then the primary link between terrestrial carbon and fish. Our results support an emerging consensus that

terrestrial and benthic support of lake food webs can be substantial (Vadeboncoeur *et al.*, 2002; Premke *et al.*, 2010; Solomon *et al.*, 2011).

### 2.5.2 Trophic position

Our results enabled the description of the vertical structure of the food web using  $\delta^{15}\text{N}$ . Benthic primary consumers, predatory macroinvertebrates and fish had mean trophic positions of 2.25, 2.99 and 4.08 respectively. If we consider primary producers as trophic level 1, then trophic levels of these groups would be 1.25, 1.99 and 3.08 respectively. These results are very consistent with traditional food-chain models, which attribute trophic positions of 1, 2 and 3 relative to primary consumers, predatory macroinvertebrates and fish (Vander Zanden and Rasmussen, 1999). Our results are also consistent with previous isotopic studies in which predatory macroinvertebrates had higher  $^{15}\text{N}$  ratios than primary consumers and fish were enriched in  $\delta^{15}\text{N}$  relative to invertebrates (Vander Zanden and Rasmussen, 1999; Herwig *et al.*, 2004; Anderson and Cabana, 2007). Brook trout exhibited slightly higher  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment (3.77‰) than the typical assumed shift of 3.4‰ per trophic level (DeNiro and Epstein, 1978; Minagawa and Wada, 1984). However, Post (2002), calculated a standard deviation associated with this typical value of  $\pm 1\%$ . For predatory macroinvertebrates,  $\delta^{15}\text{N}$  fractionation value was lower than expected (2.60‰). Minagawa & Wada (1984) reported a wide range in  $\delta^{15}\text{N}$  trophic enrichment values across taxa (0-9‰). Moreover,  $\delta^{15}\text{N}$  trophic enrichment was shown to differ between herbivores (mean = 2.5‰) and carnivores (mean = 3.4‰) (Vander Zanden and Ramussen, 2001), suggesting that in our study omnivory (feeding at more than one trophic level) may be important for predatory macroinvertebrates as well. Brook trout however, is corroborated as carnivorous.

### 2.5.3 Brook trout diet breadth

Stables isotopes analyses and mixing models showed that brook trout fed primarily on benthic predatory macroinvertebrates in the eight Canadian Boreal Shield lakes, with a contribution ranging from 60 to 90% to fish diet. While zooplankton contributed 28-37 % in 3 of 8 lakes it does not appear to be a main source of energy for fish in our lakes. Brook trout, as other salmonids, are visual predators and are known to feed on the most abundant and visible food, selecting the largest preys (Allan, 1978). Larger body size of benthic invertebrate relative to pelagic prey makes feeding on benthos more energetically attractive to fish, increasing the efficiency of this trophic link (Vander Zanden *et al.*, 2006). This may explain the greater proportion of benthic macroinvertebrates in fish diet compared to zooplankton in our study, as also shown by other studies (Lacasse and Magnan, 1992; Power *et al.*, 2002; Herwig *et al.*, 2004). Brook trout are known to coexist in many lakes with other species, especially the white sucker (*Catostomus commersonii*), a specialist benthivore (Scott and Crossman, 1973). When living in sympatry with white sucker, brook trout shifts their feeding niche from benthic macroinvertebrates to zooplankton in response to interspecific competition for resources (Magnan, 1988; Lacasse and Magnan, 1992). In this study, only lake 8 contained both brook trout and white sucker. In this lake, zooplankton represents 32% of the diet of brook trout according to mixing models. This is consistent to a certain extent with the brook trout niche shift when living in sympatry with white sucker. However, this may not be the only explanation as in lakes 1 and 2 zooplankton also contributed to brook trout diet (28 and 37% respectively), but in these two lakes there was no presence of white sucker. Other lake characteristics may influence brook trout planktonic feeding behavior.

In addition, other studies on brook trout have estimated that they consume between 10% (Tremblay-Rivard, 2007) up to 30% (Vander Zanden *et al.*, 2006) of terrestrial prey. We have not taken this food source into account and then we may

have underestimated allochthonous matter sources contribution to brook trout diet coming in the form of terrestrial insects. Future studies on brook trout feeding should consider sampling terrestrial prey as a potential food source. Invertebrate isotopic signatures vary in the short-term, possibly confounding diet comparisons with fish that have much slower tissue turn-over rates. As our sampling was conducted in July, stable isotopes results would be limited to the understanding of the feeding behavior of brook trout during spring or early summer.

#### 2.5.4 Brook trout size-related diet shifts

Ontogenetic diet shifts and size-selective predation are common among fish (Werner and Gilliam, 1984). In our study,  $\delta^{13}\text{C}$  signatures exhibited a complex pattern.  $\delta^{13}\text{C}$  values became significantly more depleted with increasing fish length in three lakes, likely indicating a diet shift related to size. Other studies have shown a significant  $^{13}\text{C}$ -enrichment with increasing fish length (Grey, 2001; Xu *et al.*, 2007), but they considered both alevin and juvenile stages, which was not the case in our study. When all trout stages were considered, Grey (2001) did not find a particular pattern of  $^{13}\text{C}$  values in relation to increasing fish length. Furthermore, a change in  $\delta^{13}\text{C}$  values is indicative of a shift in benthic or pelagic feeding (Vander Zanden *et al.*, 1998) and it may be reasonable to expect that a change in diet (to a different trophic level) can occur without a significant change in  $\delta^{13}\text{C}$ . In contrast, in our study,  $\delta^{15}\text{N}$  ratios of brook trout became more positive with increasing fish length in seven out of eight lakes. This was also shown in other studies on brook trout (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007) and other fish species (Grey, 2001; Xu *et al.*, 2007) and is typical of an ontogenetic dietary shift (Power *et al.*, 2002). As fish increases in length and age, it is capable of handling larger prey items and ingesting later instars of macroinvertebrates and terrestrial insects that fall into the lake (Power *et al.*, 2002).



In conclusion, our study suggests that carbon originating from terrestrial habitat, particularly leaf litter, may significantly contribute to the food web in eastern Canadian Boreal Shield lakes. This study also highlights the importance of carbon produced in benthic habitats to support brook trout in small oligotrophic boreal lakes. Our stable isotope study indicates that benthic macroinvertebrates are an important contributor to fish diet. It supports a growing body of literature suggesting that benthic rather than pelagic habitats are the primary energy pathway contributing to fish production (Vadeboncoeur et al. 2002, Herwig et al. 2004, Weidel et al. 2008).

**Acknowledgments.** This is a contribution to the Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. This research project was supported by a grant from the Fonds de la recherche forestière du Saguenay–Lac-Saint-Jean and Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) to C.N. and P.S. P.G. was supported by a PhD fellowship from FQRNT. Pierre Bérubé from the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec also contributed to this project. We are grateful to people who contributed to the sampling in the field: Myriam Bergeron, Yan Bhérer, Gabriel Diab and Dominic Gauthier. We also thank AbitibiBowater Inc. for providing land use information and field facilities. Two anonymous reviewers provided helpful comments on an earlier version of the manuscript.

### CHAPITRE III

## IMPACT OF FOREST HARVESTING ON WATER QUALITY AND FLUORESCENCE CHARACTERISTICS OF DISSOLVED ORGANIC CARBON IN EASTERN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES

---

Manuscrit soumis à la revue *Hydrobiologia*

Patricia Glaz<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup>, Philippe Archambault<sup>3</sup>, Jean-Pierre Gagné<sup>3</sup> et  
Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Département de biologie, Université du Québec à Rimouski. 300, allée des Ursulines,  
Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup> Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, Laboratoire des sciences  
aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi.  
555, boulevard de l'Université, Chicoutimi, QC, G7H 2B1, Canada

<sup>3</sup> Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski. 300, allée  
des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

#### *Contribution des auteurs (initiales)*

Mise en place du protocole expérimental : PG, CN

Récolte des données : PG, CN

Analyse des données : PG

Interprétation des résultats : PG, PA, CN, JPG

Rédaction du manuscrit : PG

Commentaires et correction du manuscrit : PS, PA, JPG, CN

Financement : PS, CN

### 3.1 Abstract

Forestry activities in the Canadian Boreal region have increased in the last decades, raising concerns about their potential impact on aquatic ecosystems. Water quality and fluorescence characteristics of dissolved organic carbon (DOC) were measured over a three-year period in eight eastern Boreal Shield lakes: four lakes were studied before, one and two years after forest harvesting (perturbed lakes) and compared with four undisturbed reference lakes (unperturbed lakes) sampled at the same time. ANOVAs showed significant increase in total phosphorus (TP) in perturbed lakes when the three sampling dates were considered and in DOC when considering one year before and one year after the perturbation only. Fluorescence measurements showed that forest harvesting did not affect the nature of DOC. Multivariate statistical analysis showed lakes to be significantly different one year after the perturbation. These results confirm an impact of forestry activities one year after the perturbation. However, this effect seems to be mitigated two years after, indicating that the system shows resilience and may be able to return to its original condition.

*Key words:* Logging, Forestry, Water quality, Dissolved organic carbon (DOC), Boreal Shield lakes

### 3.2 Introduction

Boreal forests are an ecological, economic and cultural source of wealth in Canada, which contain large areas of wetlands and a vast supply of freshwater with over 1.5 million lakes (NRCan, 2005). These lakes receive allochthonous inputs of dissolved and particulate matter from natural sources and anthropic activities (Schindler *et al.*, 1992). Forestry activities in the Canadian Boreal region have increased in the last decades, raising concerns about their potential impact on natural biogeochemical processes in soils and the export pathways that deliver dissolved nutrients and organic matter to aquatic ecosystems. Increases in dissolved nutrients exported from forested catchments after logging are primarily associated with enhanced microbial activity in upper soil layers and the forest floor (Kreutzweiser *et al.*, 2008). This microbial activity converts nutrients from non-mobile to mobile forms, which are exported to receiving waters (Buttle *et al.*, 2005), affecting the loads of nutrients and organic compounds in lakes and rivers. Because forestry is the most important industry in much of the boreal region, the potential influence of logging on carbon reservoir and water quality could be substantial. Therefore there is a need to understand the long term effects of trees harvesting on water quality but also its short transient repercussions.

Studies on the effects of logging activities on aquatic ecosystems in the boreal region have mostly been oriented to lotic systems (e.g. Smith *et al.*, 2003; Laudon *et al.*, 2009; Löfgren *et al.*, 2009). In contrast, responses of lentic systems to logging activities in the boreal region have not been as extensively studied. Logging activities such as clear-cutting may produce significant disturbances to forest watersheds altering biogeochemical processes in soils by modifying forest vegetation, soils conditions, moisture and temperature regimes, soil microbial activity, water mobility and losses of leaching matter to receiving waters (Keenan and Kimmins, 1993; Kreutzweiser *et al.*, 2008). Increases in the watershed export of suspended solids, nutrients and dissolved organic carbon (DOC) were observed after one to three years following trees harvesting (Rask *et al.*, 1998; Carignan *et al.*, 2000; Winkler *et*

*et al.*, 2009). Very little is known about the dynamics of organic matter leached after logging activities and if watershed disturbance induce changes in the quality of organic matter exported to lotic or lentic systems

DOC is one of the most central biogeochemical features of boreal surface waters because it affects the food web structure of surface waters in lakes (Fellman *et al.*, 2010) and its functions as a microbial substrate (Berggren *et al.*, 2007). DOC has been intensively investigated in environmental research because of its significant role in various biogeochemical and ecological processes (Findlay and Sinsabaugh, 2003; Anesio *et al.*, 2004; Judd *et al.*, 2006). However, most of the short-term impact studies of catchment harvesting on lakes, with the exception of Winkler *et al.* (2009), did not measure the system before and after the perturbation in lakes that were not logged (i.e. unperturbed lakes), thereby changes due to logging cannot be separated from natural variability. However, a recent study by Winkler *et al.* (2009) showed increases in nutrients and DOC from before and after logging in eastern Canadian Boreal Shield lakes. These impacts were observed within the first year after the perturbation.

Quantitative and qualitative information about the source, composition and reactivity of the DOC present in a system at natural abundance concentration can be obtained by spectroscopic techniques (Chin *et al.*, 1994; Coble, 1996, 2007; Deflandre and Gagné, 2001; Weishaar *et al.*, 2003; Hudson *et al.*, 2007; Sulzberger and Durisch-Kaiser, 2009; Fellman *et al.*, 2010). Chromophoric dissolved organic matter (CDOM), the fraction of DOC that absorbs ultraviolet (UV) and visible light, is a paramount factor that determine the optical properties of surface waters (Green and Blough, 1994). In UV-VIS spectroscopy, the specific UV absorbance per unit mass of organic carbon (SUVA) allows an easy comparison of absorbance data from lakes containing different amounts of organic carbon. Moreover, SUVA has been shown to correlate with the presence of aromatic compounds in chromophoric dissolved organic matter (Chin *et al.*, 1994; Weishaar *et al.*, 2003). In addition in



luminescence studies, the fluorescence spectra of natural waters show characteristic maxima of few fluorophores that may vary between environments (Coble *et al.*, 1990; Coble, 1996, 2007; Stedmon *et al.*, 2003). Variations in the maximum excitation or emission wavelength can also provide information relating to structure, conformation and heterogeneity of DOC as observed by Mobeb *et al.*, (1996) for humic substances an important class of molecules found in natural waters. Moreover fluorophores intensities can be used to calculate ratios to track biogeochemical processes. For instance, fluorescence intensity ratios provide data to infer the relative contributions of autochthonous and allochthonous organic matter in natural waters (Parlanti *et al.*, 2000; McKnight *et al.*, 2001; Huguet *et al.*, 2009; Fellman *et al.*, 2010). As forestry activities can increase the export of nutrients, suspended solids and DOC in lakes (Rask *et al.*, 1998; Carignan *et al.*, 2000, Kreutweiser *et al.*, 2008), and therefore, of allochthonous material, fluorescence measurements may be an interesting and a supplementary technique to assess logging impact on water quality in watersheds. In a recent study, Kelton *et al.* (2007) used fluorescence measurements to compare characteristics of DOC from boreal, agricultural and urban sites. They observed that DOC from different landscapes can be distinguished by fluorescence spectroscopy.

The objective of this study was to analyse the impact of forestry activities on water quality and fluorescence characteristics of DOC in eastern Canadian Boreal Shield lakes one year before and up to two years after the perturbation. Water quality and fluorescence characteristics of four lakes were studied on one occasion before, and on two occasions after forestry operations (perturbed lakes) and compared with four undisturbed reference lakes (unperturbed lakes). More specifically, we tested the hypotheses that 1) nutrients and DOC would be greater in perturbed lakes than unperturbed lakes one and two years after the perturbation; 2) the spectro-fluorescent signature of DOC in perturbed lakes will indicate an increase in terrestrially-derived (allochthonous) DOC after logging.

### 3.3 Methods

#### 3.3.1 Study area

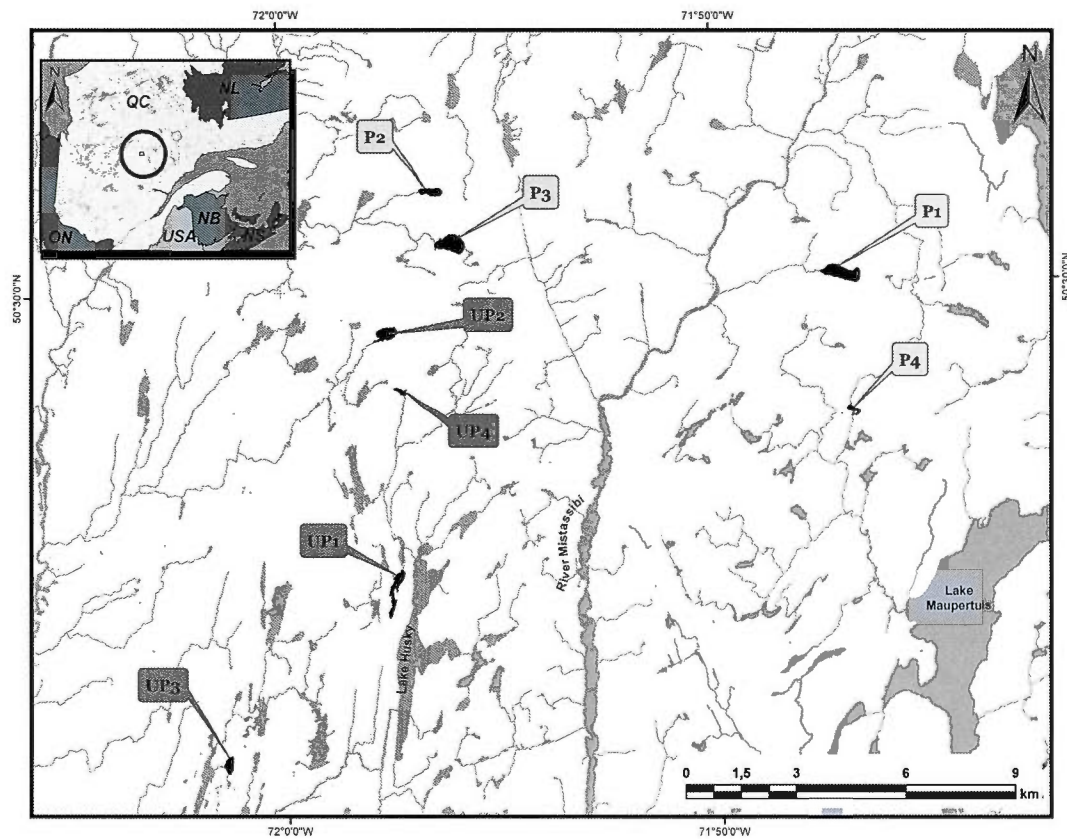
This study was conducted in the province of Québec on the Mistassibi River drainage basin (50° 07'30' N, 71° 35'59' W) located on the Boreal Shield (Fig. 3.1). The boreal forest of this study area is mainly dominated by virgin mature black spruces (*Picea mariana*) landscapes exploited by the forest industry. The soil layer over the rock is thin and lakes in this region are oligotrophic (Winkler *et al.*, 2009).

#### 3.3.2 Sampling

Eight lakes with similar morphometric characteristics were selected for this study (Table 3.1). These eight lakes have been unperturbed in 2008 at the beginning of this survey. In 2009 and 2010, four of these lakes were kept undisturbed (unperturbed lakes) and four other lakes (perturbed lakes) where harvested about 70% of lake catchment during autumn 2008 (Fig. 3.1, Table 3.1). All lakes were sampled once in July in 2008, 2009 and 2010. The experimental unit in this study was the lake. Forest was cut using the careful logging around advanced growth (CLAAG) strategy. CLAAG is a method of preserving advanced growth on site after harvesting. The advanced growth contributes to site stocking as well as a seed source (larger trees) to regenerate open areas. Under this treatment, all trees equal to or greater than 10 cm diameter at breast height (d.b.h.) are harvested (Groot *et al.*, 2005). A 20 m strip of standing forest was intentionally kept along lakes after harvesting activities. All lakes have a drainage ratio higher than 4 and perturbed lakes had a catchment area cut between 69-77% (Table 3.1).

**Table 3.1** Characteristics of the eight studied Canadian Boreal Shield lakes (UP: unperturbed lakes; P: perturbed lakes). Dissolved oxygen (DO), pH, conductivity, temperature, secchi depth, total phosphorous (TP), dissolved inorganic phosphorous (DIP), dissolved inorganic nitrogen (DIN), chlorophyll a (chl a) and dissolved organic carbon (DOC) are reported as means (SD) over the sampling stations on the photic zone before the perturbation (2008). Lake UP3 was not deep enough for sampling secchi depth

	UP1		UP2		UP3		UP4		P1		P2		P3		P4	
Latitude N	50° 25' 44"	71° 57' 28"	50° 29' 22"	71° 57' 32"	50° 23' 13"	72° 1' 24"	50° 28' 34"	71° 57' 15"	50° 30' 9"	71° 47' 1"	50° 31' 25"	71° 56' 26"	50° 30' 40"	71° 56' 5"	50° 28' 11"	71° 46' 51"
Longitude W	0.170	0.916	0.169	2.799	0.063	0.586	0.031	0.202	0.288	2.895	0.090	1.761	0.277	2.416	0.043	0.339
Lake area (km <sup>2</sup> )	0.916	0.746	2.799	2.630	0.523	8.301	5.516	72.9	0.20	0.05	0.05	0.19	0.05	0.05	0.06	0.06
Catchment area (km <sup>2</sup> )	4.388	15.562	0.03	2.0	0.01	0.03	0.07	0.07	0.20	0.05	0.05	0.19	0.05	0.19	0.06	0.06
Drainage ratio	-	-	0.03	2.0	0.01	0.03	0.07	0.07	0.20	0.05	0.05	0.19	0.05	0.19	0.06	0.06
Harvested area (% of catchment area)	-	-	0.03	2.0	0.01	0.03	0.07	0.07	0.20	0.05	0.05	0.19	0.05	0.19	0.06	0.06
Residence time (year)	0.21	5.0	1.25	8.61 (0.13)	5.92 (0.10)	11.93 (0.64)	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)
Maximum depth (m)	1.25	8.61 (0.13)	5.92 (0.10)	11.93 (0.64)	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)
Secchi depth (m)	1.25	8.61 (0.13)	5.92 (0.10)	11.93 (0.64)	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)
DO (mg l <sup>-1</sup> )	8.61 (0.13)	5.92 (0.10)	11.93 (0.64)	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)
pH	5.92 (0.10)	11.93 (0.64)	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)
Conductivity (µS cm <sup>-1</sup> )	17.86 (0.80)	10.78 (0.57)	1.81 (0.31)	0.24 (0.12)	0.427 (0.065)	5.05 (0.26)	8.21 (0.23)	5.62 (0.15)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)	8.46 (0.57)	5.38 (0.28)
Temperature (°C)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)
DOC (mg l <sup>-1</sup> )	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)	12.06 (0.58)	17.09 (0.65)
DIP (µg l <sup>-1</sup> )	1.29 (0.56)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)	0.31 (0.18)
DIN (µg l <sup>-1</sup> )	0.617 (0.200)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)	0.363 (0.050)
Chl a (µg l <sup>-1</sup> )	5.77 (0.50)	5.13 (1.01)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.77 (0.50)	5.13 (1.01)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.77 (0.50)	5.13 (1.01)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.77 (0.50)	5.13 (1.01)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)
TP (µg l <sup>-1</sup> )	5.05 (0.26)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.05 (0.26)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.05 (0.26)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	5.05 (0.26)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)	4.95 (0.52)



**Figure 3.1** Location of the eight study lakes sampled in 2008, 2009 and 2010. UP, unperturbed lakes; P, perturbed lakes (harvested in 2009).

Residence time (RT) was calculated for each lake using the following equation:

$$RT = Y_{MD} \times A_{lake} / A_{catchment} \times P \quad (3.1)$$

where  $Y_{MD}$  is the mean depth,  $A_{lake}$  is the lake area,  $A_{catchment}$  is the catchment area and  $P$  is the mean annual precipitation in this region (rainfall and snow). Equation 3.1 is an approximation to calculate the residence time for each lake because for lakes, in absence of data, we assumed no infiltration or water uptake by tree roots, no loss of water by evaporation to the atmosphere or by groundwater recharge.



At each lake, five littoral stations were selected randomly. Dissolved  $O_2$ , pH, conductivity, and water temperature were measured *in situ* at each sampling station using a YSI 556 MPS probe. Water transparency was estimated at the deepest zone of the lake using a secchi disc. Water samples were collected with an Alpha<sup>TM</sup> water sample bottle at 0.5 m below the surface at each sampling station and filtered through 300  $\mu$ m to remove large zooplankton prior to the determination of physicochemical and biological variables. Samples for TP, dissolved inorganic phosphorus and nitrogen (DIP and DIN, respectively) and suspended matter filtered for chlorophyll *a* (chl *a*) measurements were kept frozen at -20°C whereas samples for DOC, CDOM absorption and DOC fluorescence measurements were maintained at 4°C until analysis.

### 3.3.3 Water quality measurements

TP was measured using the molybdenum blue method (Staiton *et al.*, 1977) after autoclaving 50 ml samples with 0.5 g of potassium persulfate for 1 h at 120°C. TP was afterwards assessed by using an AutoAnalyzer (AA3, Bran+Luebbe, German). DIP and DIN were determined using an AutoAnalyzer (AA3, Bran+Luebbe, German) after filtering water samples through a glass-fiber filter (0.22 $\mu$ m Sartorius). For the determination of chl *a*, water samples were filtered (200 ml or more) onto Whatman GF/F filters. Samples were extracted for 24 h in 90% acetone at 5°C in the dark without grinding. Chl *a* was determined using the method of Welschmeyer *et al.* (1994). For DOC measurements, water samples were filtered through precombusted (500°C, 5 h) Whatman GF/F filters. For the determination of DOC, the filtrates were collected in clean amber glass vials with teflon-lined caps and samples were acidified with 10  $\mu$ L of 25% v/v  $H_3PO_4$ . The determination of DOC levels were made with a TOC-5000A analyzer (Shimadzu, Kyoto, Japan), following the protocol of Whitehead *et al.* (2000). DOC reference standards available from the Hansell's



Certified Reference Materials (CRM) program were used to test the method. Samples for DOC and CDOM absorption measurements were filtered through 0.2  $\mu\text{m}$  filters to remove bacteria and prevent decomposition of the DOC during storage. Samples were stored in dark bottles to prevent photosynthesis.

### 3.3.4 Absorption and fluorescence measurements

CDOM absorption was determined for three stations in each lake with a Perkin Elmer Lambda 12 UV/VIS spectrophotometer, using a 5 cm pathlength quartz cuvette. Absorption measurements were done over the range 200-600 nm with a spectral resolution of 1 nm. Nanopure water was used as the blank to subtract the absorption due to pure water. Absorbance values were converted to absorption coefficient  $a_{\text{CDOM}}(\lambda)$  ( $\text{m}^{-1}$ ) using the following equation:

$$a_{\text{CDOM}}(\lambda) = 2.303 \times A(\lambda) / l \quad (3.2)$$

where  $A(\lambda)$  is the absorbance at wavelength  $\lambda$  and  $l$  is the pathlength of the cell used in the absorbance measurement in meters. In this study,  $a_{\text{CDOM}}$  at  $\lambda=355$  nm is used for data analysis.

Fluorescence measurements were made for the same three stations in each lake using a Fluoromax-4 HORIBA Jobin Yvon fluorometer. Samples were filtered through 0.2  $\mu\text{m}$  polyethersulfone membrane to remove particulate matter. Fluorescence data were processed with the FluorEssence v2.1 software (Horiba Jobin Yvon). Three-dimensional excitation-emission fluorescence matrix (EEM) was used to identify fluorophores present in DOC. The fluorescence EEM spectroscopy involved scanning and recording samples at sequential 5 nm increments of excitation wavelengths between 250 and 500 nm. Emission wavelength increment was 2 nm between 250 and 600 nm. The spectra were obtained by subtracting nanopure water

blank spectra to eliminate water Raman scatter peaks. Each sample scan was then used to generate three-dimensional contour plots of fluorescence intensity as a function of excitation and emission wavelengths.

### 3.3.5 Data analyses

Our samples were characterized by two important fluorescent peaks. The first peak had an excitation maximum at 250-260 nm with an emission maximum at 380-480 nm. The second peak had an excitation maximum at 330-350 nm and an emission maximum at 420-480 nm. These fluorescence signals were assigned to humic-like substances by Coble (1996). No other salient peaks were observed in the fluorescence signal. From the intensity of peaks and other fluorescence signals we calculated indices to quantify fluorescence properties of DOC. The ratio of fluorescence intensity of the two humic-like peaks (A/C) (Coble, 1996) was calculated for each sample. Fluorescence index (FI) was also calculated for each sample as the emission intensity at 470 nm divided by the emission intensity at 520 nm when the excitation energy was set at 370 nm (McKnight *et al.*, 2001). Another index called the biological/autochthonous index (BIX) (Vacher, 2004; Huguet *et al.*, 2009) was calculated from the ratio of emission intensities at 380 nm and 430 nm wavelengths when the excitation energy was set at 310 nm, to assess the relative contribution of autochthonous DOC in samples. Specific UV absorbance (SUVA) was calculated at 254 nm.  $SUVA_{254}$  is defined as the UV absorbance of a water sample at 254 nm divided by the DOC concentration measured in mg per liter (Weishaar *et al.*, 2003). SUVA is a measure of the absorbance by mg of carbon present in the sample. SUVA also allows an estimation of the aromaticity of the organic carbon present in the samples. Weishaar *et al.* (2003) assessed the aromaticity of the organic carbon using the following equation:

$$\% \text{ aromaticity} = SUVA \times 6.5 + 3.6 \quad (3.3)$$

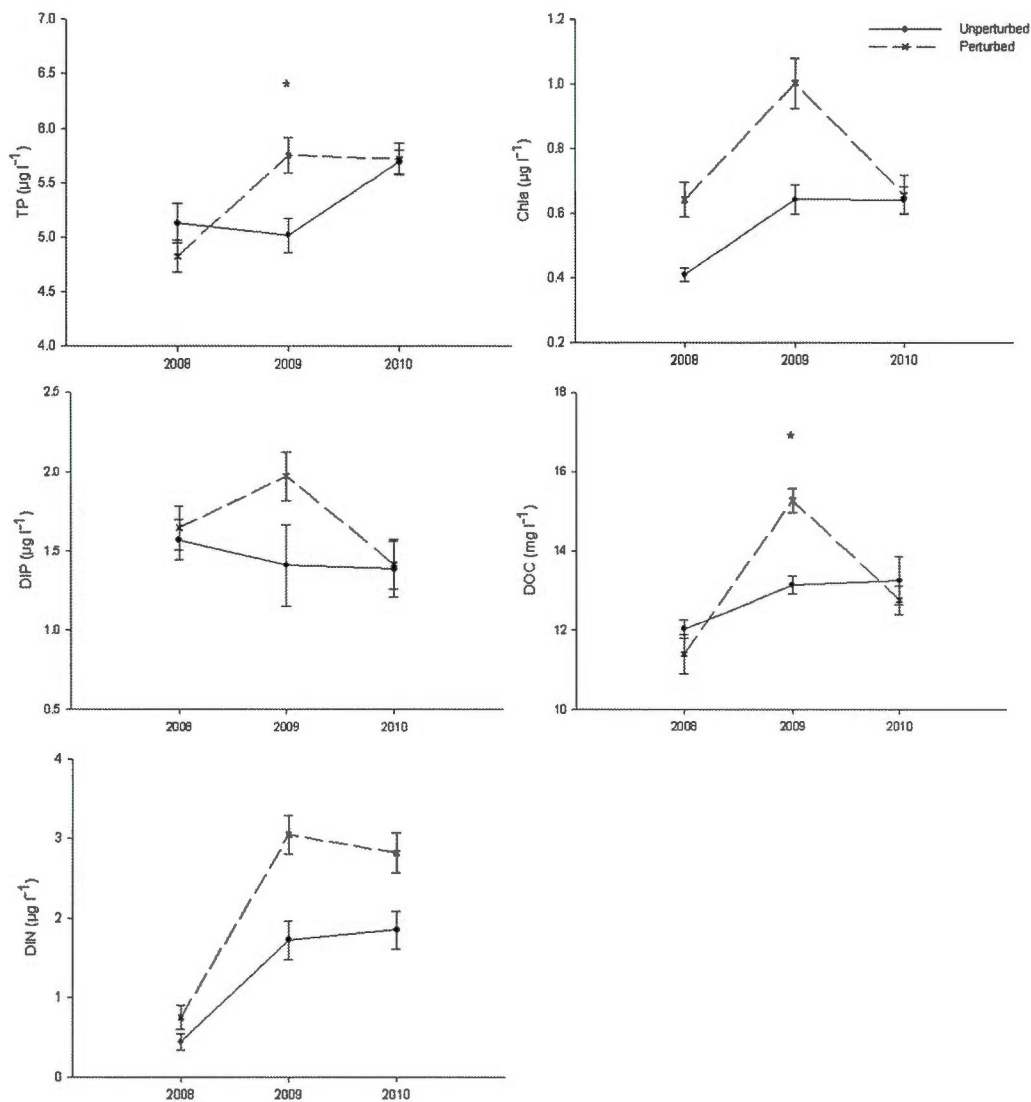
Finally, spectral slope was calculated fitting an exponential equation between 305 and 265 nm (Galgani *et al.*, 2011).

Water characteristic variables (TP, DIP, DIN, chl *a*, DOC) and DOC variables ( $a_{\text{CDOM}}(355)$ , fluorescence ratio A/C, FI, BIX, SUVA<sub>254</sub> and spectral slope) were compared using three-way partly nested analyses of variance (ANOVAs). Factors in the model were: treatment (fixed with two levels, unperturbed and perturbed), lake nested in treatment (random with four lakes per treatment), year (fixed with three years of sampling) and their interactions. Data were transformed when necessary to achieve normality and homogeneity of variance. The principal source of variation of interest for impact assessment was the interaction between the treatment (perturbed/unperturbed) and the year. When this factor was significant, *a posteriori* comparisons were made using Tukey's test.

Differences between treatment and year for the water characteristics and DOC variables were also evaluated by multivariate statistical analysis. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA ver. 1.6, Anderson, 2005) was performed using the Euclidean distance similarity measure as recommended for environmental variables (Clarke and Gorley, 2001). Data were standardized and normalized before analysis. This analysis had the same structure as the univariate ANOVA model described above but it uses permutations to determine distributions of test-statistics. Number of permutations used was 4999.

### 3.4 Results

TP concentrations ranged from 4.80 ( $\pm 0.12$ ) (perturbed, 2008) to 5.75 ( $\pm 0.16$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Fig. 3.2). A statistical significant interaction between treatment and year was observed for TP concentrations (Table 3.2).



**Figure 3.2** Comparison between treatments (unperturbed, perturbed) and years (2008, 2009, 2010) of TP, DIP, DIN, chl *a* and DOC. Vertical bars represent standard errors. \*  $p < 0.05$ .

**Table 3.2** Results of the three-way ANOVA testing the effect of treatment (tr : perturbed, unperturbed), lake, year and their interactions on TP, DIP, DIN, chl *a* and DOC. Variables were transformed to achieve normality and homogeneity of variance. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (\*)  $p < 0.05$

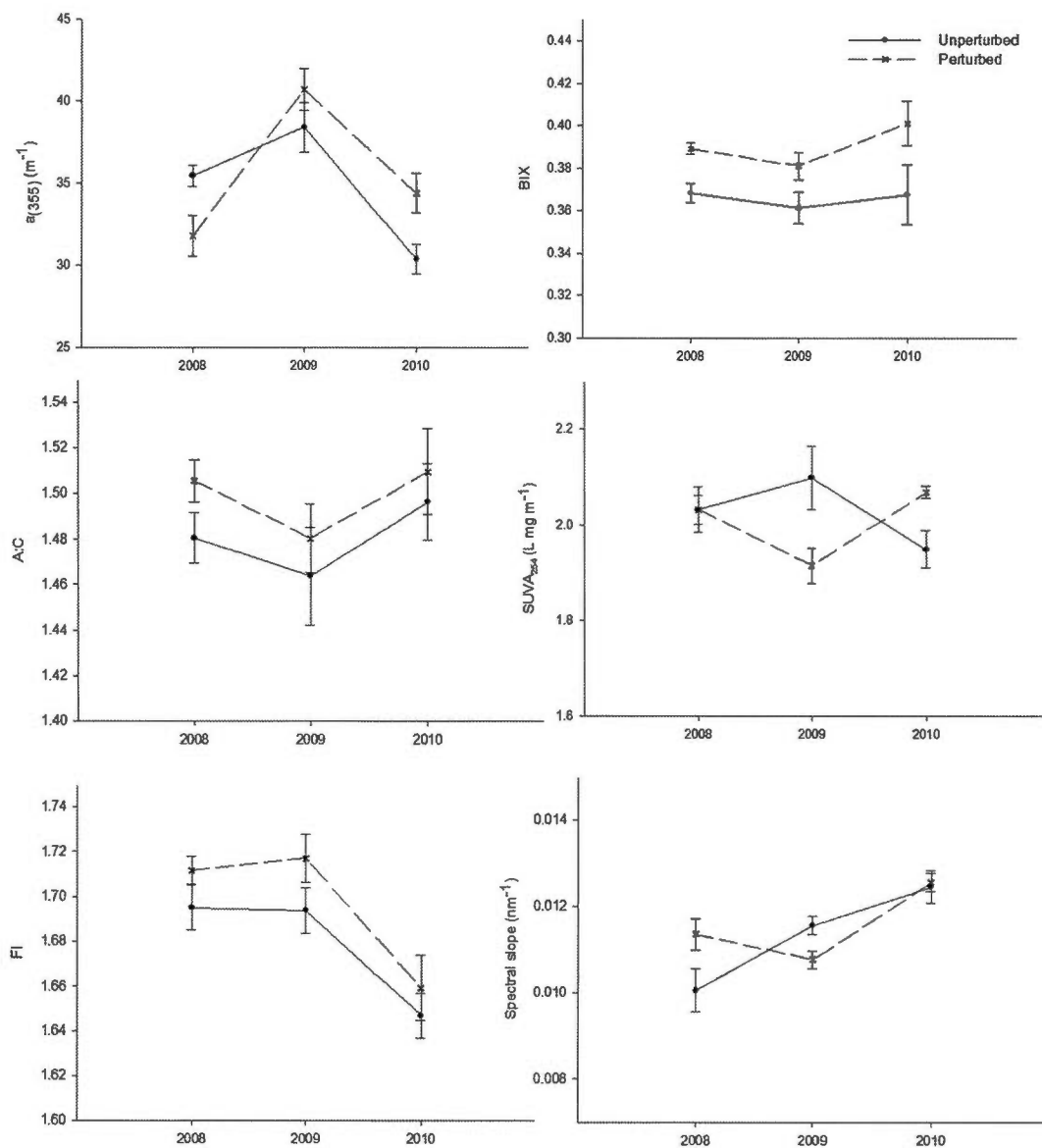
Variable		tr	lake (tr)	year	tr x year	lake (tr) x year	Residual
	df	1	6	2	2	12	96
Log TP	SS	0.0724	0.0136	0.1848	0.1473	0.0218	0.0204
	F	5.3016	0.6261	8.4664	6.7476	1.0720	
	p	0.0608	0.7072	0.0051 (*)	0.0108 (*)	0.3923	
Log DIP	SS	0.2812	0.9655	2.5920	1.3356	1.5446	0.2692
	F	0.2914	0.6254	1.6794	0.8654	5.7367	
	p	0.6088	0.7077	0.2275	0.4456	<0.0001 (*)	
Log DIN	SS	10.5133	0.3878	20.8774	0.5012	1.3449	0.3145
	F	27.1961	0.2995	15.8572	0.3807	4.2766	
	p	0.0018 (*)	0.9257	0.0004 (*)	0.6913	<0.0001 (*)	
Log chl <i>a</i>	SS	3.0749	0.6966	3.2958	0.2903	0.2325	0.1329
	F	4.4156	2.9975	14.1832	1.2495	1.2495	
	p	0.0803	0.0501	0.0007 (*)	0.3214	0.0685	
Log DOC	SS	0.0087	0.1365	0.3794	0.1277	0.0711	0.0050
	F	0.0636	1.9192	5.3368	1.7959	14.0117	
	p	0.8093	0.1585	0.0220 (*)	0.2078	<0.0001 (*)	

*A posteriori* Tukey's test confirmed that unperturbed and perturbed lakes were not significantly different in 2008 (before forest harvesting) nor in 2010 but they were significantly different in 2009 (after forest harvesting). TP concentrations increased in the perturbed lakes in 2009 while it slightly decreased in unperturbed lakes. In 2010 TP concentrations were practically the same in unperturbed and perturbed lakes, as a result of increased TP in reference lakes (Fig 3.2). DIP values ranged from 1.39 ( $\pm 0.16$ ) (unperturbed, 2010) to 1.96 ( $\pm 0.16$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Fig. 3.2) and DIN values ranged from 0.42 ( $\pm 0.09$ ) (unperturbed, 2008) to 3.02 ( $\pm 0.24$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Fig. 3.2). Neither DIP nor DIN values showed significant differences for the interaction between treatment and year (Table 3.2), although DIN values were higher in perturbed than unperturbed lakes in 2009 and 2010. Chl *a* values ranged from 0.41 ( $\pm 0.03$ ) (unperturbed, 2008) to 1.00 ( $\pm 0.08$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Fig. 3.2). Chl *a* values did not show significant differences between treatment and year (Table 3.2), although there was an increase in their



concentrations in 2009, but this was both for unperturbed and perturbed lakes (Fig. 3.2). DOC concentrations ranged from 11.34 ( $\pm 0.46$ ) (perturbed, 2008) to 15.27 ( $\pm 0.32$ )  $\text{mg l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Fig. 3.2). No significant difference was detected between treatment and year for DOC values (Table 3.2). However, DOC was substantially higher in 2009 in perturbed lakes than in unperturbed lakes, then decreased in 2010 in perturbed lakes (Fig. 3.2). In 2009, DOC concentrations ranged from 9.57 to 14.96  $\text{mg l}^{-1}$  in unperturbed lakes and from 13.60 to 17.48  $\text{mg l}^{-1}$  in perturbed lakes. Moreover, we performed a three-way ANOVA with the same factors as above but comparing only 2008 and 2009. In this case, the interactions between treatment and year for all the variables were significant for TP ( $\text{df}=2/12$ ,  $\text{MS}=0.2561$ ,  $F=20.9793$ ,  $p=0.0036$ ) and DOC concentrations ( $\text{df}=2/12$ ,  $\text{MS}=32.3253$ ,  $F=6.2160$ ,  $p=0.0466$ ).

Two maxima humic-like peaks were observed in all EEM in all samples: peak A (excitation maximum 250-260 nm; emission maximum 380-480 nm) and peak C (excitation maximum 330-350 nm; emission maximum 420-480 nm). These peaks were already reported in the literature by other authors (Coble 1996, Parlanti *et al.* 2000).  $a_{\text{CDOM}}(355)$ , fluorescence ratio A/C, FI, BIX,  $\text{SUVA}_{254}$  and spectral slope values showed similar patterns in unperturbed and perturbed lakes over time (Fig. 3.3).  $a_{\text{CDOM}}(355)$  values ranged from 30.44 ( $\pm 1.09$ ) (unperturbed, 2010) to 40.68 ( $\pm 1.25$ )  $\text{m}^{-1}$  (perturbed, 2009) and showed the same pattern for unperturbed and perturbed lakes, increasing in 2009 and decreasing in 2010 (Fig. 3.3). Fluorescence ratio A/C values ranged from 1.46 ( $\pm 0.02$ ) (unperturbed, 2009) to 1.50 ( $\pm 0.01$ ) (perturbed, 2010) (Fig. 3.3) and FI values ranged from 1.64 ( $\pm 0.10$ ) (unperturbed, 2010) to 1.71 ( $\pm 0.10$ ) (unperturbed, 2009). FI values decreased in 2010 both for unperturbed and perturbed lakes (Fig. 3.3). BIX values ranged from 0.36 ( $\pm 0.01$ ) (unperturbed, 2009) to 0.40 ( $\pm 0.01$ ) (perturbed, 2010).  $\text{SUVA}_{254}$  values ranged from 1.91 ( $\pm 0.03$ ) (perturbed, 2009) to 2.09 ( $\pm 0.07$ )  $\text{L mg m}^{-1}$  (unperturbed, 2009) and spectral slope values ranged from 0.010 ( $\pm 0.003$ ) (unperturbed, 2008) to 0.012 ( $\pm 0.003$ )  $\text{nm}^{-1}$  (perturbed, 2010) (Fig. 3.3).



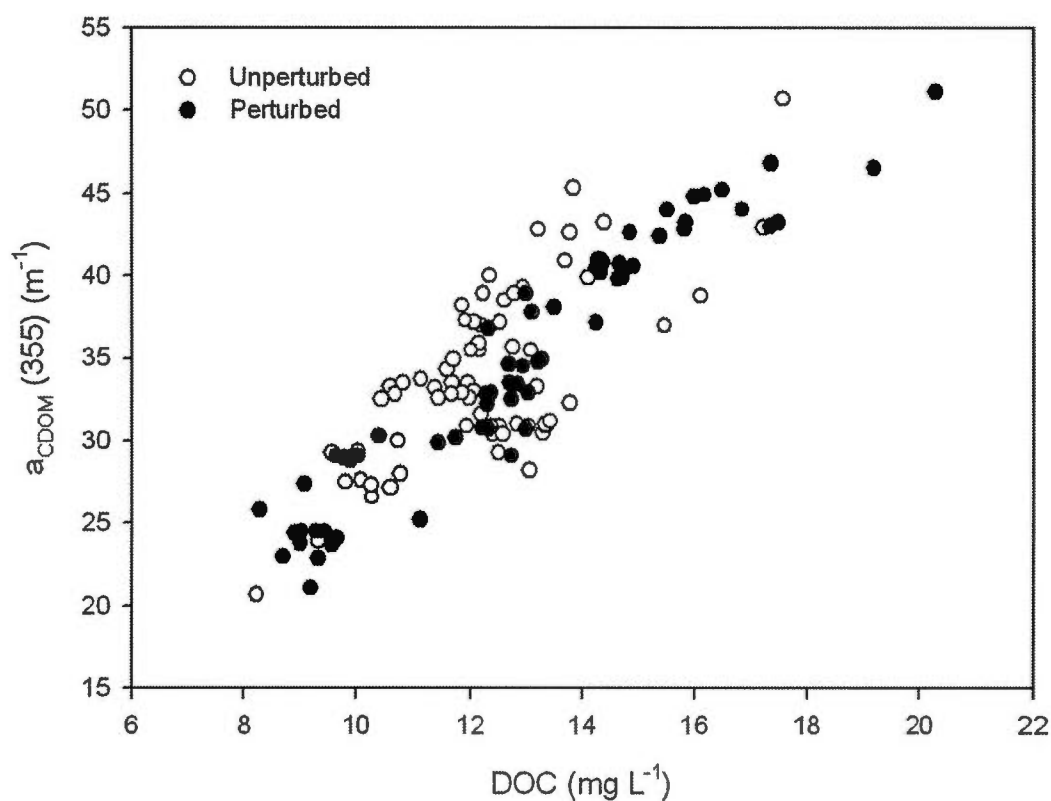
**Figure 3.3** Comparison between treatments (unperturbed, perturbed) and years (2008, 2009, 2010) of  $a_{\text{CDOM}} (\lambda=355)$ , A/C, FI, BIX,  $SUVA_{254}$  and spectral slope. Vertical bars represent standard errors.

No significant differences for the interaction between treatment and year were found for any of these variables (Table 3.3). Aromaticity ranged from 14.71 (perturbed, 2009) to 18.55% (unperturbed, 2009). FI is an index of the origin of fulvic acids. Values of FI greater than 1.9 generally are interpreted as indicating a predominance of autochthonous derived organic matter, whereas FI values of 1.4 or less indicate DOC of terrestrial origin (allochthonous) (McKnight et al., 2001). Values of BIX between 0.8 and 1.0 correspond to DOC of biological or microbial origin, whereas values below 0.7 are considered to contain little autochthonous organic matter (Vacher, 2004; Birdwell and Engel, 2010).

**Table 3.3** Results of the three-way ANOVA testing the effect of treatment (tr: perturbed, unperturbed), lake, year and their interactions on absorbance coefficients of CDOM ( $a_{CDOM}$ ) at 355 nm, A:C peak ratios, fluorescence index (FI), biological/autochthonous index (BIX), specific UV absorbance at 254 nm ( $SUVA_{254}$ ) and spectral slope. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (\*)  $p < 0.05$

Variable		tr	lake (tr)	year	tr x year	lake (tr) x year	Residual
	df	1	6	2	2	12	48
$a_{CDOM} (\lambda=355)$	SS	6.8107	316.257	137.191	133.382	110.28	14.9540
	F	0.0244	3.2195	1.3500	1.3125	7.3746	
	p	0.8808	0.0384 (*)	0.2950	0.3043	<0.0001 (*)	
A:C	SS	0.0171	0.0138	0.0023	0.0017	0.0033	0.0015
	F	0.8500	4.5067	1.1267	0.8261	2.1633	
	p	0.3899	0.0192 (*)	0.2952	0.3962	0.0357 (*)	
FI	SS	0.0090	0.0031	0.0227	0.0009	0.0019	0.0008
	F	1.0200	1.8899	21.9200	0.8836	2.6229	
	p	0.3510	0.1627	<0.0001 (*)	0.3532	0.0101 (*)	
BIX	SS	0.0082	0.0017	0.0025	0.0001	0.0015	0.0003
	F	4.6487	1.4229	3.9774	0.2433	4.1159	
	p	0.0802	0.2815	0.0552	0.6254	0.0003 (*)	
$SUVA_{254}$	SS	0.0861	0.2174	0.7176	0.3519	0.3650	0.0006
	F	4.1442	0.6293	2.0661	1.0132	5.5623	
	p	0.0403	0.4288	0.1552	0.3195	0.0003 (*)	
Spectral slope	SS	$1.65 \cdot 10^{-6}$	$8.6 \cdot 10^{-6}$	$3.32 \cdot 10^{-5}$	$7.43 \cdot 10^{-6}$	$5.59 \cdot 10^{-6}$	$1.39 \cdot 10^{-6}$
	F	0.2034	1.5891	6.2488	1.3995	4.2403	
	p	0.6675	0.2313	0.0133 (*)	0.2831	<0.0001 (*)	

PERMANOVA analysis revealed no significant interaction between treatment and year ( $df=2/12$ ,  $MS=21.03$ ,  $Pseudo-F=1.6245$ ,  $p=0.1324$ ) for the water characteristics and DOC variables. The absorption coefficient ( $a(355)$ ) significantly correlated with DOC concentration in unperturbed and perturbed lakes ( $r^2=0.7674$ ,  $F=428.8325$ ,  $p<0.001$ ) (Fig. 3.4).



**Figure 3.4** Relationship between the absorption coefficient ( $a_{CDOM}(\lambda=355)$ ) and DOC concentration in unperturbed and perturbed lakes. All samples from all lakes are represented.

### 3.5 Discussion

TP increased significantly after harvesting in perturbed lakes compared to unperturbed lakes, as also reported by other authors (Lamontagne *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009). DOC concentrations measured were typical of boreal forest systems (Carignan *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009) and did not significantly increase analysing the interaction between treatment and year of sampling, taking into account the three years, one before and two after the perturbation. However, when we compare one year before and one year after the perturbation, DOC concentrations significantly increased after harvesting in perturbed lakes, similar to Winkler *et al.* (2009), suggesting that the system responded immediately after the perturbation but quickly recovered. Surface water DOC are primarily regulated by organic matter in the organic horizons across the catchment and the hydrological connection to surface water (Laudon *et al.*, 2011). Increases in DOC concentrations after harvesting could be related to several potential processes: 1. higher water tables (lower evapotranspiration) after logging leading to saturation of organic-rich upper soil layers; 2. leaching from logging slash, and 3. increased decomposition of organic matter under logging-induced increases in forest floor temperatures and moisture (Kreutzweiser *et al.*, 2008). This translates to more superficial soil horizons with higher DOC concentrations being activated, resulting in increased water DOC concentrations.

CDOM absorption did not appear to be affected by forest harvesting, since no significant differences were found for the interaction between year and treatment for  $a_{\text{CDOM}}$  (355). This suggests that the quality of organic matter in lakes is not very different between before and after logging operations. Thus, although total DOC concentrations increased one year after logging, the composition of DOC did not appear to change. This is also supported by fluorescence measurements. Three-dimensional excitation emission fluorescence spectra of lake samples studied over



three years shown two major fluorophores associated to allochthonous humic like components. This constancy in composition suggests that DOC composition was similar for the three years in unperturbed and perturbed lakes, since there was no significant difference between year and treatment for the ratio of fluorescence intensity of the two humic-like peaks (A/C). Moreover, FI and BIX indices showed no significant differences either, indicating there was no change in fluorescence spectra due to logging. FI values varied between 1.60 and 1.75 in all lakes and years. These values are between 1.4 (DOC of terrestrial origin) and 1.9 (microbially derived DOC), representing a mixture of both sources (McKnight *et al.*, 2001; Birdwell and Engel, 2010). Thus, the relative contribution of autochthonous and allochthonous material cannot be discerned from FI values. BIX values were, however, between 0.35 and 0.42, suggesting that DOC contains little autochthonous organic matter and it may be mainly composed by allochthonous matter (Vacher, 2004).  $SUVA_{254}$  values (1.91 to 2.09) were slightly lower than values reported in other studies in boreal forests (Wickland *et al.*, 2007; Balcarczyk *et al.*, 2009), showing a low aromaticity for DOC. Wickland *et al.* (2007) reported low SUVA values (between 1.9 and 2.3) for well drained soil. They associate the low value of SUVA to the presence of hydrophilic organic matter (HPIOM). Guggenberger *et al.* (1994) found that HPIOM appeared to be partly microbially synthesized and partly plant-derived with a high degree of oxidative biodegradation suggesting that HPIOM are relatively small molecule with many oxidized side-chains. Spectral slope values were similar to values found in other studies in boreal forest systems (Galgani *et al.*, 2011). Our results showed no significant difference of  $SUVA_{254}$  or spectral slope values (taking into account the interaction between the treatment and the year of sampling). This suggests that forest harvesting resulted in an increase in the quantity of DOC available (as DOC concentrations are significantly higher in 2009) without changes in terms of quality. DOC quality varies to a large extent depending on its terrestrial origin in terms of bioavailability (Berggren *et al.*, 2007; Ågren *et al.*, 2008). As fluorescence is able to differentiate between plant-and microbial-synthesized DOC (McKnight *et al.*, 2001), increased runoff after harvesting would have resulted in DOC increases but DOC had the same origin before and after harvesting. Moreover, as residence times are

no higher than one year in all lakes and as we sampled once a year, we can assume that any changes detected in DOC were due to changes produced in the watershed but not in the lakes. Similar findings were reported in twenty-three forested lakes in central Quebec, where DOC concentrations increased in logged lakes, but no changes in aromaticity of DOC were observed (O'Driscoll *et al.*, 2006). Moreover,  $a_{cDOM}$  (355) and DOC concentrations were closely related suggesting that 77% of DOC is coloured (Chen *et al.*, 2004).

Although there appears to be a recovery of water chemistry (TP and DOC) by year 2, there are confounding factors that can obscure real recovery or delayed effects. Moreover, Schelker *et al.* (2012) have seen a long lasting forestry effect on both hydrology and DOC on aquatic systems in the boreal region. Biogeochemical processes in watersheds do not all respond immediately to logging effects, i.e., tree removal and ground disturbance. Some processes may take a few years, such as changes in organic matter composition and processing on the forest floor, changes in vegetation composition from which the DOC is derived, before those changes affect export of nutrients and subsequent changes to lake water chemistry. Also, hydrological conditions (especially runoff) greatly affect solute movement to surface waters (Fawcett *et al.*, 1994), and it is possible that year 2 was different hydrologically than the preceding and may masked delayed effects. Finally, inter-annual variability could have also affected the export of nutrients and DOC to the lakes.

In conclusion, this study indicated that logging activities appeared to significantly increase TP and DOC export to oligotrophic lakes of the eastern Canadian Boreal Shield one year after the perturbation. This impact on water chemistry due to logging activity appeared to have been short-term with recovery to pre-logging conditions two years after harvest. Nevertheless, it has to be kept in mind that inter-annual variability may have affected the export of nutrients and DOC to the lakes, along with the fact that the number of perturbed and unperturbed lakes in this study was only four, respectively. The study did not address the potential for delayed or longer-term

changes in water chemistry that could result as biogeochemical processes in the lake catchments adjust to forest recovery after harvest. Fluorescence measurements showed that forest harvesting did not affect the nature of DOC under this three years study, indicating no effect of harvesting on DOC-origin exported to lakes.

**Acknowledgements.** This research project was supported by a public grant from the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) to C.N. and P.S. and by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to CN and J.-P.G. P.G. was supported by a PhD fellowship from FQRNT. We are grateful to people who contributed to the sampling in the field: Myriam Bergeron, Yan Bhérer, Gabriel Diab, Dominic Gauthier, Philippe Beaulieu, Vanessa Paradis, Tommy Larouche, Hubert Philippon, Katrine Chalut and Geneviève Brouillet-Gauthier. We also thank AbitibiBowater Inc. for providing land use information and field facilities, R. Carignan for his contribution on determination of TP and T. Buffin-Bélanger for providing help with hydrological analysis. This manuscript was improved by M. González, M. Vanni and their laboratories affiliates. This is a contribution to the research programs of Centre d'études nordiques, Boréas, Centre de recherche sur la Boréale and to the Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées.

## CHAPITRE IV

### LAND-USE EFFECTS ON TROPHIC STRUCTURE OF EASTERN CANADIAN BOREAL SHIELD LAKES: INSIGHTS FROM STABLE ISOTOPE ANALYSES

---

Manuscrit en préparation

Patricia Glaz<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>2</sup>, Philippe Archambault<sup>3</sup> et Christian Nozais<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Département de biologie, Université du Québec à Rimouski. 300, allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup> Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, Laboratoire des sciences aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 555, boulevard de l'Université, Chicoutimi, QC, G7H 2B1, Canada

<sup>3</sup> Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski. 300, allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

#### *Contribution des auteurs (initiales)*

Mise en place du protocole expérimental : PG, CN

Récolte des données : PG, CN

Analyse des données : PG

Interprétation des résultats : PG, PA, CN

Rédaction du manuscrit : PG

Commentaires et correction du manuscrit : PS, PA, CN

Financement : PS, CN

#### 4.1 Abstract

Perturbations on ecosystems can have profound immediate effects and can, accordingly, greatly alter the natural community. Land-use such as forestry activities in the Canadian Boreal region have increased in the last decades, raising concerns about their potential impact on aquatic ecosystems. The objective of this study was to evaluate the impact of forest harvesting on trophic structure in eastern Canadian Boreal Shield lakes. We measured carbon and nitrogen stable isotopes values for aquatic primary producers, terrestrial detritus, benthic macroinvertebrates, zooplankton and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) over a three-year period in eight eastern Boreal Shield lakes. Four lakes were studied before, one and two years after forest harvesting (perturbed lakes) and compared with four undisturbed reference lakes (unperturbed lakes) sampled at the same time. Stable isotope mixing models showed leaf-litter to be the main food source for benthic primary consumers in both perturbed and unperturbed lakes, suggesting no logging impact on allochthonous subsidies to the littoral food web. Brook trout seemed to derive their food mainly from benthic predatory macroinvertebrates in unperturbed lakes. However, in perturbed lakes one year after harvesting, zooplankton appeared to be the main contributor to brook trout diet. This change in brook trout diet seems to mitigate two years after harvesting. Size-related diet shift were also observed for brook trout, indicating a diet shift related to size. Our study suggests that carbon from terrestrial habitat may be a significant contribution to the food web of oligotrophic Canadian Boreal Shield lakes. Forest harvesting did not seem to have an impact on the diet of benthic primary consumers. On the other hand, brook trout diet composition seemed to be affected by logging with greater zooplankton contribution in perturbed lakes, possibly induced by a darker-colored environment in these lakes one year after logging.



## 4.2 Introduction

Every ecosystem is subject to perturbations that can alter ecosystem structure and function (Lake, 2000; Foley *et al.*, 2005). Perturbations include fires, flooding, windstorm, insect outbreaks, as well as anthropogenic disturbances such as forest harvesting (Dale *et al.*, 2001). In the Canadian Boreal ecoregion, forest harvesting has increased in the last decades, raising concerns about its potential impact on natural biogeochemical processes in soils and the export pathways that deliver dissolved nutrients and organic matter to aquatic ecosystems. Indeed, forests adjacent to aquatic systems can strongly influence aquatic community as they provide a considerable amount of organic matter (Nakano and Murakami, 2001). Recent studies have demonstrated that organic matter from riparian forest (allochthonous matter) is an important food resource for invertebrate consumers (Premke *et al.*, 2010; Solomon *et al.*, 2011, Glaz *et al.*, 2012) and fish (France, 1997; Herwig *et al.*, 2004; Solomon *et al.*, 2011) in unperturbed lakes.

Disturbances to forest watersheds by forest management activities have been better documented in lotic than in lentic ecosystems (e.g. Roberge, 1996; Feller, 2005; Moore *et al.*, 2005; Moore and Wondzell, 2005). However, recent studies in the Boreal Shield ecozone have reported that forest harvesting in lake catchments can modify water quality. For instance, increases in total phosphorous (TP) and dissolved organic carbon (DOC) concentrations were reported after logging (Carignan *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2011b). Higher chlorophyll *a* concentrations has also been observed in logged compared to unlogged lakes (Planas *et al.*, 2000; Leclerc *et al.*, 2011b). Recently, Leclerc *et al.* (2011b) showed that modifications in water quality and zooplankton community structure due to forestry activities in eastern Canadian Boreal Shield lakes influenced the feeding success of age-0 yellow perch (*Perca flavescens*). Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) catch per unit of effort (CPUE) and biomass per unit of effort (BPUE) decreased, respectively, by 18% and 22% in lakes after clear-cutting (Bérubé and Lévesque,

1998). These changes reflected a significant modification in population dynamics probably caused by logging operations (Bérubé and Lévesque, 1998).

Brook trout is a widely distributed fish species of eastern Canadian Boreal Shield lakes and an economically important game fish in Quebec (Power, 1980). It has been identified as a generalist carnivore fish that feeds mainly on benthic macroinvertebrates (Tremblay and Magnan, 1991; Lacasse and Magnan, 1992). However, it can but also feed on zooplankton (Glaz *et al.*, 2012), terrestrial insects (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007) and fish, including brook trout (Magnan, 1988; Lacasse and Magnan, 1992). Previous studies have shown that stable isotope signatures could be used to identify intraspecific shifts in feeding strategies of brook trout (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007). However, little is known about logging impact on brook trout diet and on its size-related diet shifts in lakes of the Canadian Boreal Shield. A change on its diet towards zooplanktivory was observed in logged lakes in Quebec based on stomach content analyses (Tremblay-Rivard, 2007). Since forest harvesting is likely to affect brook trout habitat, more information is needed to assess the impact of forest harvesting on trophic structure in Canadian Boreal Shield lakes.

In this study we measured naturally occurring carbon and nitrogen stable isotope ratios of basal resources (terrestrial detritus, macrophytes, periphyton and sediment organic matter), benthic organisms, zooplankton, and brook trout in eight oligotrophic Canadian Boreal Shield lakes one year before and two years after logging. Using stable isotope analysis we examined feeding relationships among consumers to investigate the impact of forest harvesting on primary consumers and brook trout diet. We also examined size-related diet shifts of brook trout in perturbed and unperturbed lakes.

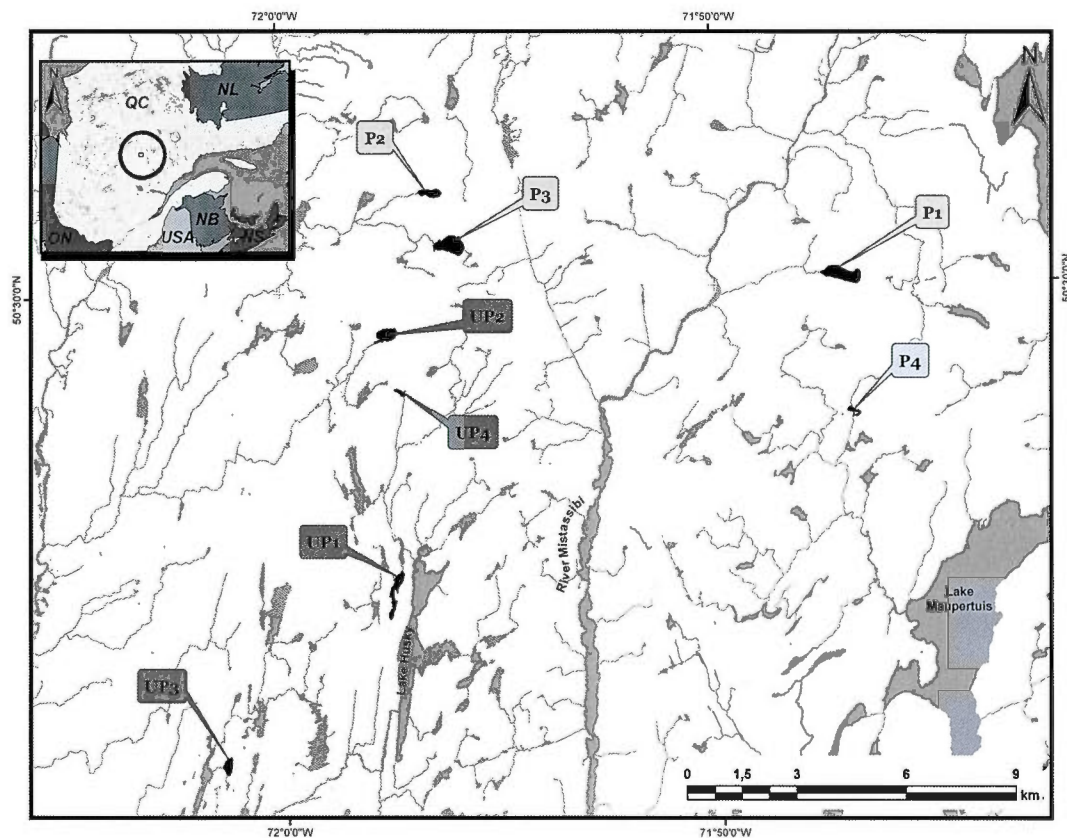
### 4.3 Methods

#### 4.3.1 Ethic statement

This study was carried out in accordance with current laws and ethical concerns in Quebec, Canada, being reviewed and approved by the Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife (Permit numbers: 2008: MRNF-2008070986802SP; 2009: MRNF-2009071392402SP; 2010: MRNF-2010070798002SP). The research involved no endangered and protected species. The animal use protocol for this research was reviewed and approved by the Comité de protection des animaux at the Université du Québec à Rimouski (CPA-UQAR) (Certification number: CPA-UQAR-27-07-51) and by Comité de protection des animaux at the Université du Québec à Chicoutimi (CPA-UQAC) (Certification number: CPA-UQAC-R06-10).

#### 4.3.2 Study area

The study was conducted in the province of Quebec, on the Boreal Shield, on the Mistassibi River drainage basin (50° 7'30' N, 71° 35'59' W) (Fig. 4.1). The boreal forest of the study area is mainly dominated by virgin black spruces (*Picea mariana*). The soil layer over the rock is thin and lakes in this region are oligotrophic (Winkler *et al.*, 2009).



**Figure 4.1** Location of the eight study lakes sampled in 2008, 2009 and 2010. UP, unperturbed lakes; P, perturbed lakes (harvested in 2009).

#### 4.3.3 Sampling

Eight lakes with similar morphometric characteristics were selected for this study (see Chap. III, Table 3.1). These eight lakes were unperturbed in 2008 at the beginning of this survey. In 2009 and 2010, the drainage basin of four of these lakes were kept undisturbed (unperturbed lakes) and four other lakes (perturbed lakes) where harvested about 70% of lake catchment during autumn 2008 (Fig. 4.1). All lakes were sampled once in July 2008, 2009 and 2010. Forest was cut using the careful logging around advanced growth (CLAAG) strategy which preserves advanced growth on site after harvesting. The advanced growth contributes to site



stocking as well as a seed source (larger trees) to regenerate open areas. Under this treatment, all trees equal to or greater than 10 cm diameter at breast height (d.b.h.) are harvested (Groot *et al.*, 2005). All lakes have a drainage ratio higher than 4 and perturbed lakes had a catchment area cut between 69-77%. A 20 m strip of standing forest was intentionally kept along lakes after harvesting activities. In all lakes, the only fish species found was brook trout (*Salvelinus fontinalis*) except for perturbed lake 4, in which brook trout coexists with white sucker (*Catostomus commersoni*). In each lake, five littoral stations were set uniformly around the lake. Water samples (4L) were collected at each littoral station at 50 cm below the surface with an Alpha bottle for the determination of dissolved organic carbon (DOC), total phosphorous (TP), chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations and isotopic analysis of particulate organic matter (POM). Samples for DOC measurements were maintained at 4°C until analysis, whereas TP, Chl *a* and POM samples were kept frozen at -20°C until analysis.

Terrestrial detritus (leaf litter, woody debris), macrophytes, periphyton (epilithon and epixylon), benthic macroinvertebrates, zooplankton, and brook trout were sampled for stable isotope analyses. Terrestrial detritus, macrophytes and periphyton were hand collected while benthic macroinvertebrates were sampled using a Turtox D-net with a mesh size of 500 µm in the littoral zone at each station, and stored in cooler boxes. Zooplankton samples were obtained by towing a plankton net (mouth opening 20 cm, mesh 53µm) mounted alongside a boat for 5-10 min. Zooplankton were then placed in Ziploc® bags containing water. Fish were captured with six experimental gill nets, according to Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife standard protocol (mesh sizes of 1", 1½", 2", 2½", 3", 3½") set simultaneously around the lake, perpendicular to the shore with the small mesh always set toward the shore. Gill nets were left over night for 12 hours. Fish samples were placed in cooler boxes. All samples were transported to the laboratory (about 30 minutes from sampling sites) for processing.



#### 4.3.4 Sample preparation and analyses

TP was measured using the molybdenum blue method (Stainton *et al.*, 1977) after autoclaving 50 ml samples with 0.5 g of potassium persulfate for 1 h at 120°C. TP was afterwards assessed by using an AutoAnalyzer (AA3, Bran+Luebbe, German). Water samples for the determination of Chl *a* were filtered (200 ml or more) onto Whatman GF/F filters. Pigments were extracted for 24 h in 90% acetone, at 5°C in the dark without grinding. Chl *a* was determined using Welschmeyer *et al.* (1994) method. DOC was determined by filtering subsamples of water through precombusted (500°C, 5 h) Whatman GF/F filters. The filtrate was placed in glass vials with teflon-lined caps and acidified with 25% v/v  $\text{H}_3\text{PO}_4$  ( $10 \mu\text{L mL}^{-1}$ ). DOC values were obtained using a TOC-5000A analyzer (Shimadzu, Kyoto, Japan), following the protocol of Whitehead *et al.* (2000). DOC reference standards were produced by the Hansell's Certified Reference Materials (CRM) program. For the determination of isotopic signatures of POM, subsamples of water were filtered through precombusted (500°C, 5 h) Whatman GF/F filters and stored frozen at -20°C until analysis. Terrestrial detritus, macrophytes and periphyton samples were cleaned with aid of a dissecting microscope and epibionts were removed. Benthic macroinvertebrates and zooplankton samples were identified at the order or family level using Merrit and Cummins (1998) and Edmondson (1959) respectively. After identification, benthic macroinvertebrates were frozen separately at -20°C while zooplankton was frozen in mixed samples at -20°C. Total length of each brook trout was recorded. A 2 cm square and 1 cm deep block of dorsal white muscle without skin sample was taken from 25 brook trout in each lake. All samples were kept frozen at -20°C in scintillation vials until analysis.

#### 4.3.5 Stable isotope analyses

POM filters, terrestrial detritus, macrophytes, periphyton, benthic macroinvertebrates, zooplankton and brook trout samples were dried at 60°C for 48 h. Mortar and pestle were thereafter used to grind samples into a fine powder (excepting for POM filters). Powder and filter samples were then encapsulated in pressed tin capsules (5 x 9 mm) and tin foil cups (Costech Analytical Technology), respectively. Encapsulated dry mass was approximately 1 mg for all samples. Analyses of stable isotopes ratios of C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and N ( $\delta^{15}\text{N}$ ) were carried out at the Institut des sciences de la mer (ISMER, Rimouski, Quebec, Canada) using a COSTECH ECS 4010 Elemental Analyser coupled with a DeltaPlus XP Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS, Thermo Electron Co). System control as well as acquisition and treatment of the data were carried out using the Isodat 2 software. Stable isotope ratios were expressed in  $\delta$  notation as parts per thousand (‰) according to the equation:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \quad (4.1)$$

where X is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and R is the corresponding  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratios.

International standards used for the measurement were Vienna Pee Dee Belemite (VPDB) limestone for  $^{13}\text{C}$  and atmospheric nitrogen for  $^{15}\text{N}$ . Regional standards for in-lab normalization regressions to determine sample delta values were anhydrous caffeine (Sigma Chemical Co., St-Louis, USA), Mueller Hinton Broth (Becton Dickinson, USA) and *Nannochloropsis*, respectively. These homemade standards were calibrated once a year using standards from the National Institute of Standards and Technology (NIST, USA). Replicate analyses of standards gave analytical errors (SD) of  $\pm 0.30$  ‰ for C and  $\pm 0.18$  ‰ for N.

#### 4.3.6 Data analyses

To estimate the relative contribution of the different food sources to the diet of brook trout, we adopted a Bayesian multi-source stable isotope mixing model, available as an open source R package (SIAR) (Parnell *et al.*, 2010). SIAR takes data on organism isotopes and fits a Bayesian model to their dietary habits based upon a Gaussian likelihood with a Dirichlet distribution prior mixture on the mean. SIAR offers a number of advantages over earlier mixing models: it can incorporate trophic enrichment factors within the model and known C and N concentrations dependence, assuming that for each element, a source's contribution is proportional to the contributed mass times the elemental concentration in that source. We assumed a trophic enrichment of +1‰ for  $^{13}\text{C}$  (DeNiro and Epstein, 1978) and +3.4‰ for  $^{15}\text{N}$  (Minagawa and Wada, 1984). Brook trout carbon and nitrogen isotope values were compared using two-way analyses of variance (ANOVAs). Factors in the model were: treatment (fixed with two levels, unperturbed and perturbed) and year (fixed with three years of sampling) and their interactions. The same ANOVA model was used to compare TP, Chl *a* and DOC concentrations in all years and treatments. The principal source of variation of interest for impact assessment was the interaction between the treatment (perturbed/unperturbed) and the year. Normality and homogeneity of variances were tested visually in all cases. TP, Chl *a* and DOC variables were log transformed to meet assumptions.

Stable isotopes of carbon and nitrogen were plotted against fish total length in each treatment and year. Simple linear regression was calculated for each treatment in the three years and analyses of covariance (ANCOVAs) were used to compare regression lines in each year, with treatment as a factor. Normality and homogeneity of variances were tested visually in all cases.

#### 4.4 Results

TP concentrations ranged from 4.80 ( $\pm 0.12$ ) (perturbed, 2008) to 5.75 ( $\pm 0.16$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Table 4.1). A statistical significant interaction between treatment and year was observed for TP concentrations ( $SS=0.1473$ ,  $F_{2,6}=6.7476$ ,  $p=0.0108$ ). *A posteriori* Tukey's test confirmed that unperturbed and perturbed lakes were significantly different in 2009 (after forest harvesting). Chl *a* values ranged from 0.41 ( $\pm 0.03$ ) (unperturbed, 2008) to 1.00 ( $\pm 0.08$ )  $\mu\text{g l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Table 4.1). Chl *a* values did not show significant differences between treatment and year ( $df=$   $SS=0.2903$ ,  $F_{2,6}=1.2495$ ,  $p=0.3214$ ). DOC concentrations ranged from 11.34 ( $\pm 0.46$ ) (perturbed, 2008) to 15.27 ( $\pm 0.32$ )  $\text{mg l}^{-1}$  (perturbed, 2009) (Table 4.1). A statistical significant interaction between treatment and year was observed for DOC concentrations ( $SS=32.3253$ ,  $F_{2,6}=6.2160$ ,  $p=0.0466$ ). *A posteriori* Tukey's test confirmed that unperturbed and perturbed lakes were not significantly different in 2008 (before forest harvesting) nor in 2010 but they were significantly different in 2009 (after forest harvesting).

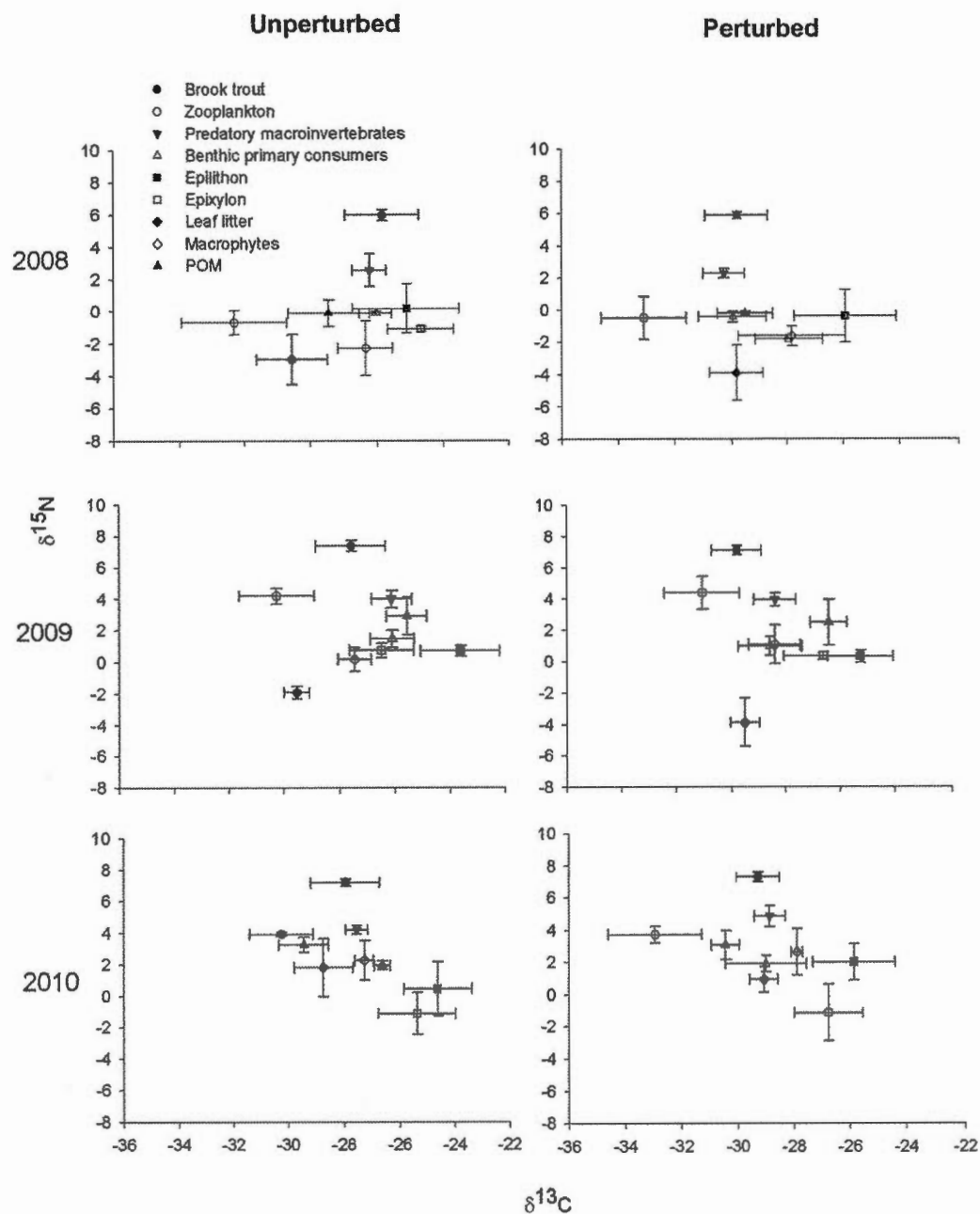
**Table 4.1** Mean values ( $\pm$ SE) of TP ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), Chl *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) and DOC ( $\text{mg l}^{-1}$ ) concentrations in unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes in 2008, 2009 and 2010

<i>Tr</i>	<i>Year</i>	<i>TP</i>	<i>Chl a</i>	<i>DOC</i>
UP	2008	5.14 (0.17)	0.41 (0.02)	12.04 (0.17)
P	2008	4.83 (0.12)	0.65 (0.06)	11.37 (0.52)
UP	2009	5.04 (0.16)	0.64 (0.05)	13.13 (0.18)
P	2009	5.76 (0.17)	1.00 (0.06)	15.27 (0.35)
UP	2010	5.68 (0.11)	0.65 (0.05)	13.26 (0.55)
P	2010	5.71 (0.13)	0.66 (0.06)	12.74 (0.35)

Brook trout had higher  $\delta^{15}\text{N}$  values in all years and in both unperturbed and perturbed lakes than other consumers, indicating a higher trophic level (Fig. 4.2). Mayflies (Ephemeroptera), corixids (Corixidae), amphipods (Amphipoda) and caddisflies (Trichoptera), all of them non-predatory macroinvertebrates, were grouped as benthic primary consumers. Leeches (Hirudinea), water mites (Hydracarina), dragonflies (Anisoptera), damselflies (Zygoptera), dysticids (Dysticidae) and alderflies (Sialidae), all of them active predators, Empidids (Empididae) and Chironomids (Chironomidae) which are mainly predators, were pooled as predatory macroinvertebrates. *Daphnia* spp., calanoids (Calanoida) and cyclopoids (Cyclopoida) were pooled as zooplankton. Predatory macroinvertebrates had higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than zooplankton and benthic primary consumers in 2008 and 2010 in both treatments. However, in 2009 zooplankton  $\delta^{15}\text{N}$  values were higher than predatory macroinvertebrates in both unperturbed and perturbed lakes (Fig. 4.2). Zooplankton had the lowest  $\delta^{13}\text{C}$  values in all lakes and treatments (Fig. 4.2).

A mixing model was performed to evaluate carbon contribution to benthic primary consumers for each year and treatment (unperturbed; perturbed). Benthic primary consumers derive their carbon mainly from leaf litter in all lakes (Table 4.2). Epilithon (unperturbed, 2009), epixylon (unperturbed 2010) and macrophytes (unperturbed 2008, perturbed 2009) also contributed to the diet of benthic primary consumers, with mean contributions of 22, 36, 24 and 15%, respectively. The contribution of these sources was however lower than contribution of leaf litter in all treatments and years (Table 4.2).





**Figure 4.2** Mean  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of potential food sources and brook trout for all years in unperturbed and perturbed lakes. Error bars represent the mean  $\pm$  SE.  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  data are expressed in ‰.

**Table 4.2** Bayesian mixing model (SIAR) results for primary consumers in 2008, 2009 and 2010 for unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes. Values represent the mean and the 1<sup>st</sup> to 99<sup>th</sup> percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold

<i>Tr</i>	<i>Year</i>	<i>Leaf litter</i>	<i>Epilithon</i>	<i>Epixylon</i>	<i>Macrophytes</i>	<i>POM</i>
UP	2008	<b>66; 54-77</b>	2; 0-6	5; 0-14	<b>24; 6-42</b>	2; 0-5
P	2008	<b>80; 72-87</b>	1; 0-4	7; 0-16	4; 0-11	7; 0-15
UP	2009	<b>68; 54-81</b>	<b>22; 9-36</b>	4; 0-11	4; 0-11	1; 0-4
P	2009	<b>71; 65-76</b>	3; 0-9	6; 0-16	<b>15; 2-27</b>	4; 0-11
UP	2010	<b>43; 23-66</b>	8; 0-23	<b>36; 16-55</b>	1; 0-4	8; 0-24
P	2010	<b>84; 66-98</b>	1; 0-4	4; 0-11	2; 0-7	7; 0-22

A mixing model performed on each year and treatment confirmed that brook trout derived its carbon biomass mainly from predatory benthic macroinvertebrates in all lakes, except in perturbed lakes in 2009 (Table 4.3). In 2009, in perturbed lakes, zooplankton appeared as a crucial source of carbon for brook trout, with a mean contribution of 64%, while predatory macroinvertebrates contributed to only 19% to its diet (Table 4.3). Zooplankton also appeared to make a contribution to brook trout diet in unperturbed lakes in 2008, 2009 and 2010 and in perturbed lakes in 2010 but in all these cases, the contribution of predatory macroinvertebrates was higher than the contribution of zooplankton (Table 4.3). The mixing model also revealed benthic primary consumers as a food source for brook trout in perturbed lakes 2009, 2010 and in unperturbed lakes in 2010, although with lower values of putative contribution (17, 24 and 15% respectively) than predatory macroinvertebrates and zooplankton (Table 4.3). ANOVA's test showed no significant interaction between treatment and year for brook trout  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values (Table 4.4).

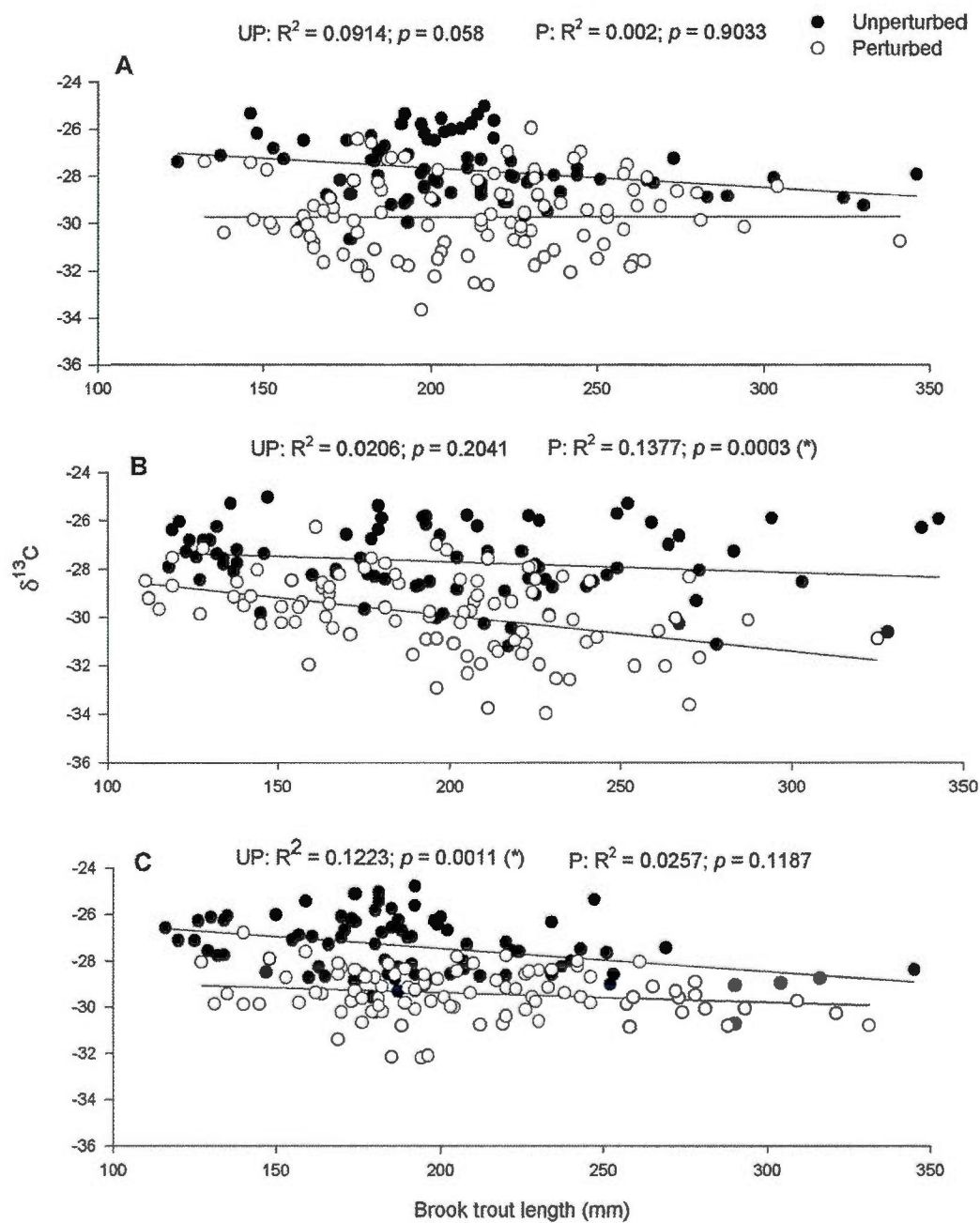
**Table 4.3** Bayesian mixing model (SIAR) results for brook trout in 2008, 2009 and 2010 for unperturbed (UP) and perturbed (P) lakes. Values represent the mean and the 1<sup>st</sup> to 99<sup>th</sup> percentile range of potential contribution. Sources with a necessary contribution (minimal potential contribution > 0%) are in bold

<i>Treatment</i>	<i>Year</i>	<i>Zooplankton</i>	<i>Benthic primary consumers</i>	<i>Predatory macroinvertebrates</i>
UP	2008	<b>8; 2-14</b>	5; 0-12	<b>86; 80-92</b>
P	2008	1; 0-2	1; 0-3	<b>98; 96-99</b>
UP	2009	<b>35; 23-46</b>	4; 0-8	<b>61; 51-72</b>
P	2009	<b>64; 54-73</b>	<b>17; 11-53</b>	<b>19; 8-31</b>
UP	2010	<b>32; 22-43</b>	<b>15; 9-21</b>	<b>52; 40-54</b>
P	2010	<b>35; 29-39</b>	<b>24; 19-28</b>	<b>41; 37-46</b>

**Table 4.4** Results of the two-way ANOVA testing the effect of treatment (tr : perturbed, unperturbed), year and their interactions on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  brook trout muscle. The principal source of variation of interest is the interaction between the treatment and the year of sampling. (\*)  $p < 0.05$

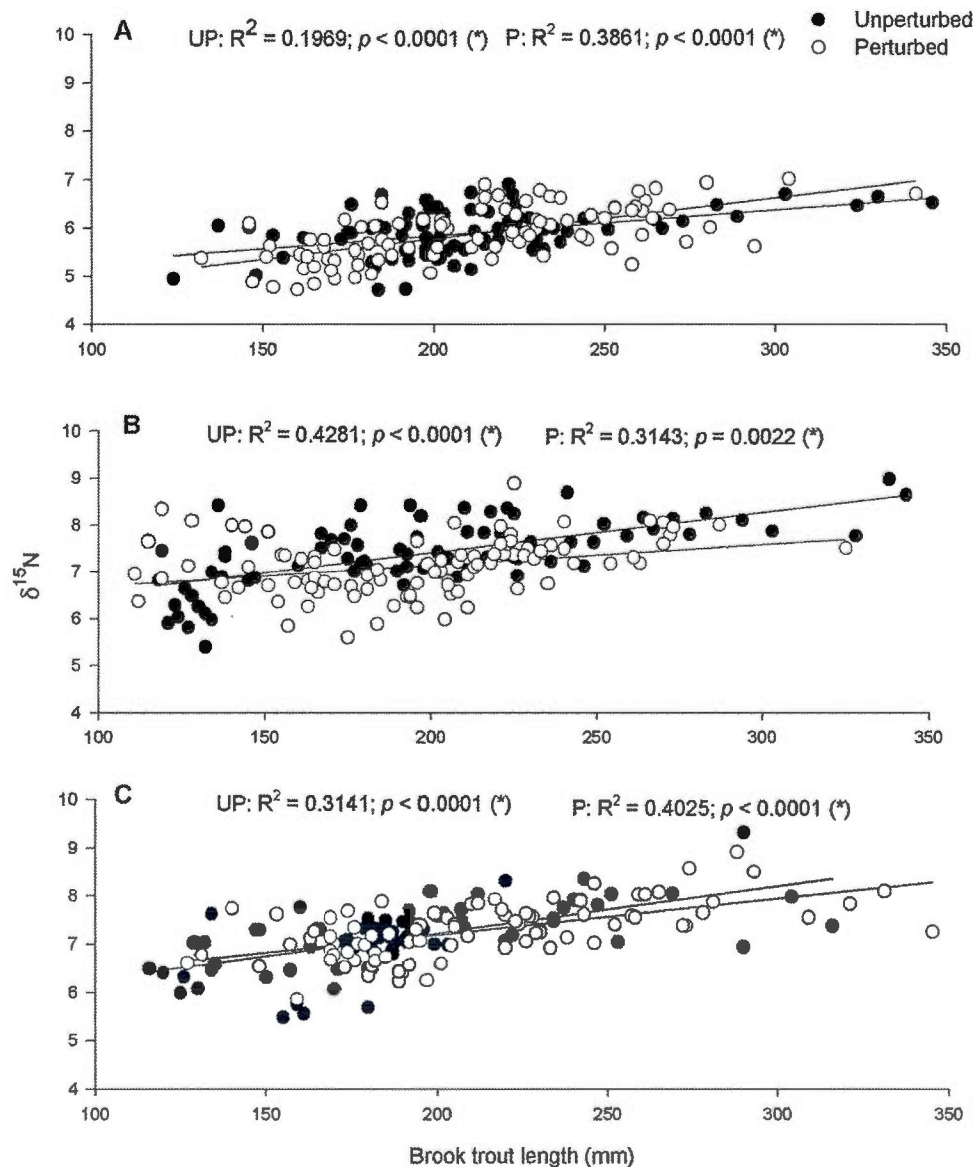
<i>Variable</i>		<i>tr</i>	<i>year</i>	<i>tr x year</i>	<i>Residual</i>
	df	1	2	2	18
$\delta^{13}\text{C}$	SS	23.6651	0.7499	0.1763	21.2152
	F	20.0787	0.3181	0.0748	
	<i>p</i>	0.0003 (*)	0.7315	0.9282	
$\delta^{15}\text{N}$	SS	0.0513	9.1760	0.1435	1.4651
	F	0.6307	56.3662	0.8813	
	<i>p</i>	0.4375	<0.0001 (*)	0.4314	

Brook trout showed great variability in  $\delta^{13}\text{C}$  values and it became significantly more depleted in  $^{13}\text{C}$  with increasing brook trout total length in unperturbed lakes in 2008 and 2010, and in perturbed lakes in 2009. In unperturbed lakes in 2009, and in perturbed lakes in 2008 and 2010, no obvious patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  values were found in relation to increasing fish length (Fig. 4.3). Brook trout  $\delta^{13}\text{C}$  tended to be more  $^{13}\text{C}$ -depleted in perturbed lakes than in unperturbed lakes in 2009 and 2010 (Fig. 4.3b and 4.3c respectively). ANCOVA results for  $\delta^{13}\text{C}$  values vs. brook trout total length comparing treatment simple regressions in all years confirmed a significant difference between unperturbed and perturbed lakes in 2009 ( $F_{2,6}=4.305$ ,  $p=0.040$ ) and 2010 ( $F_{2,6}=4.256$ ,  $p=0.041$ ).



**Figure 4.3** Changes in brook trout  $\delta^{13}\text{C}$  signatures with increasing fish length in (a) 2008, (b) 2009 and (c) 2010 in unperturbed and perturbed lakes.  $\delta^{13}\text{C}$  data are expressed in ‰. (\*)  $p < 0.05$ .

Brook trout became significantly more enriched in  $^{15}\text{N}$  with increasing fish length in all cases (Fig. 4.4). Values explaining variation in  $\delta^{15}\text{N}$  ranged from 19 (2008) to 42% (2009) in unperturbed lakes and from 31 (2009) to 40% (2010) in perturbed lakes (Fig. 4.4). No significant differences were found between treatments for any year using ANCOVA for  $\delta^{15}\text{N}$  values.



**Figure 4.4** Changes in brook trout  $\delta^{15}\text{N}$  signatures with increasing fish length in (a) 2008, (b) 2009 and (c) 2010 in unperturbed and perturbed lakes.  $\delta^{15}\text{N}$  data are expressed in ‰. (\*)  $p < 0.05$ .



## 4.5 Discussion

No logging impact was observed on the contribution of allochthonous material to the littoral food web since diet of primary consumers has not changed after harvesting. Brook trout seemed to derive their food mainly from benthic predatory macroinvertebrates in unperturbed lakes in all years, although in 2009 and 2010 zooplankton also contributed to its diet (35 and 32%, respectively). However, this contribution represents a lower proportion than the contribution of benthic predatory macroinvertebrates in 2009 and 2010 (61 and 52%, respectively) in unperturbed lakes. Yet, in perturbed lakes in 2009, zooplankton appeared to be the main contributor to brook trout diet. This change in brook trout diet seems to mitigate two years after the perturbation since in 2010, benthic predatory macroinvertebrates appeared to be the main carbon source for brook trout in both unperturbed and perturbed lakes. Size-related diet shift was also observed for brook trout as it became significantly more  $^{13}\text{C}$ -depleted with increasing fish length in perturbed lakes in 2009 and in unperturbed lakes in 2010, indicating a diet shift related to size. Brook trout became  $^{15}\text{N}$ -enriched with increasing body length, indicating an ontogenetic dietary shift.

### 4.5.1 C sources supporting food webs

In oligotrophic lakes, like ours, humic matter originating from the catchment can be an important contribution of allochthonous matter for aquatic organisms (France, 1997). Furthermore, the loading of allochthonous matter can greatly exceed autochthonous primary production (Carpenter *et al.*, 2005). Subsidization from terrestrial habitats (leaf litter) appeared to be the main source of contribution for benthic primary consumers. Forest harvesting did not seem to have an impact on the diet of the benthic animals, since leaf litter was the major contributor of organic matter in all treatments and years. This might not be surprising, as a buffer zone of 20 m around the watershed was left during logging.

#### 4.5.2 Brook trout diet-breath

Mixing models revealed that brook trout fed primarily on benthic predatory macroinvertebrates in all lakes, excepted in perturbed lakes in 2009. In this case, zooplankton was the main carbon source for brook trout with a contribution of 64%, indicating a change in brook trout diet in 2009 towards planktivory after forestry operations. Zooplankton also contributed 35, 32, and 35% to brook trout diet in 2009 in unperturbed lakes and in 2010 in unperturbed and perturbed lakes respectively, but predatory macroinvertebrates were still their major source of energy in all cases. The higher proportion of zooplankton observed in perturbed lakes fish's diet in 2009 could be explained by a higher abundance of zooplankton in perturbed lakes. In fact, in other studies in the same area, it has been shown that lakes affected by forest harvesting had higher *Daphnia* spp. abundance than unperturbed lakes (Winkler *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2011b). However, no impact of logging was detected on primary production (measured as Chl *a*) as no interaction between treatment and year was observed, so one would not expect higher zooplankton abundance after logging. On the other hand, DOC concentrations have increased significantly in perturbed lakes in 2009. In 2010, DOC concentrations returned to their original condition as in 2008, suggesting that the system responded immediately after the perturbation and stabilized with time. Several studies have reported that forest harvesting in lake catchments can modify water quality, especially by producing higher DOC concentrations (Carignan *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2011b). Since humic compounds in DOC constitute the major factor controlling water color in Canadian Boreal Shield lakes (Pace and Cole, 2002), the observed higher DOC concentrations in perturbed lakes may have provided a darker-colored environment in which zooplankton were more conspicuous for visual predators, such as brook trout. Brook trout, as other salmonids, is a visual predator and is known to feed on the most abundant and visible food items (Allan, 1978). The ability of visually foraging fish to detect prey depends on light intensity, water clarity and prey

characteristics (Aksnes and Utne, 1997). Lower light intensity in perturbed lakes in 2009 can explain the higher proportion of zooplankton consumption by brook trout in our study. Prey color and size have also a significant influence on brook trout prey detection. Benthic invertebrates are dark and become more cryptic in dark waters, compared to zooplankton which consistently offers greater contrast with their background environment (Sweka and Hartman, 2001). Thus, brook trout likely fed more on zooplankton in 2009 because zooplankton abundance might be higher and because it might be easier to feed on them. In 2010, DOC became to its original concentration before the perturbation, increasing light intensity in waters and enabling brook trout to return to its original diet breath with predatory macroinvertebrates being the principal source contributor.

No logging impact was found on brook trout carbon and nitrogen isotopic values, since no significant differences were found for the interaction between treatment and year. However,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values for zooplankton were higher in 2009 and 2010 than in 2008 in both perturbed and unperturbed lakes, which may have masked any effect on brook trout isotopic values. Thus, no significant differences were found for brook trout isotopic signatures for any treatment and year (Table 4.4) even if brook trout may have fed mainly on zooplankton in 2009, as revealed by SIAR model.

#### 4.5.3 Size-related diet shifts of brook trout

Brook trout became significantly more  $^{13}\text{C}$ -depleted with increasing fish total length in perturbed lakes in 2009 especially for the larger individuals, and in unperturbed lakes in 2010, indicating a diet shift related to size. In small lakes, such as those sampled in our study, depletion in  $^{13}\text{C}$  with increasing length is generally indicative of a shift towards pelagic feeding (Vander Zanden *et al.*, 1998). This is consistent with mixing models results in 2009, where zooplankton appeared to be the principal carbon source. Brook trout largest individuals from perturbed lakes in

2009 could feed more in the pelagic zone as demonstrated by a highly depleted carbon stable isotope which is characteristic of pelagic consumers (France, 1997). Conversely, fish from unperturbed lakes seemed to be associated with littoral and benthic zones. These results support our hypothesis that the decreased light intensity in perturbed lakes favours the detection of zooplanktonic preys by brook trout (Sweka and Hartman, 2001; Power *et al.*, 2002).

$\delta^{15}\text{N}$  ratios of brook trout became more positive with increasing fish total length in all lakes. This is typical of an ontogenetic dietary shift (Power *et al.*, 2002). As fish increase in length and age, they are capable of handling larger prey items and ingest later instars of macroinvertebrates and terrestrial insects that fall into the lake. This has also been shown in other studies for brook trout (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007) and other fish species (Grey, 2001; Xu *et al.*, 2007). There was no impact of logging on brook trout trophic level.

In conclusion, leaf-litter appeared to be the principal carbon source for benthic primary consumers in both perturbed and unperturbed lakes, showing no impact of forest harvesting on the diet of benthic primary consumers in eastern Canadian boreal shield lakes. On the other hand, brook trout diet composition seemed to be affected by logging with greater zooplankton contribution possibly induced by lower light intensity in perturbed lakes in 2009. This change in brook trout diet seems to mitigate in 2010, two years after the perturbation. Future work will be needed to elucidate the mechanisms by which logging and increased DOC induces changes in brook trout diet. Finally, it has to be kept in mind that the period of this study of only one year before and two year after the perturbation is very short. Further long-term studies will contribute significantly to our understanding of how boreal lakes respond to disturbances to forest watersheds by forest management activities.

**Acknowledgments.** We are grateful to people who contributed to the sampling in the field: Myriam Bergeron, Yan Bh  rer, Gabriel Diab, Dominic Gauthier, Philippe Beaulieu, Vanessa Paradis, Tommy Larouche, Hubert Philippon, Katrine Chalut and Genevi  ve Brouillet-Gauthier. We also thank AbitibiBowater Inc. for providing land use information and field facilities. This is a contribution to the research programs of Centre d'  tudes nordiques, Bor  as, Centre de recherche sur la Bor  alie and Consortium de recherche sur la for  t bor  ale commerciale.



## CHAPITRE V

### CONCLUSION GÉNÉRALE

---

#### 5.1 Contexte et originalité de l'étude

La coupe forestière s'est beaucoup intensifiée au cours des dernières décennies dans l'environnement boréal canadien. Au Québec, approximativement 1% de la forêt boréale est coupée annuellement (Ministère Ressources Naturelles Québec, 2009). Dans le cadre d'un aménagement forestier durable, il est primordial que l'exploitation forestière s'assure du maintien de l'intégrité des écosystèmes terrestres et aquatiques (Conseil canadien des ministres des forêts, 2012).

Les écosystèmes aquatique et terrestre sont intimement liés. La végétation terrestre peut apporter des quantités importantes de MO (dissoute et particulaire) aux habitats benthique et pélagique (Schindler et Scheuerell, 2002). En fait, les ressources terrestres influencent la dynamique des populations, les interactions des communautés et les multiples processus de l'écosystème aquatique (Polis *et al.*, 1997). Ainsi, suite à une perturbation anthropique terrestre comme les coupes forestières, l'environnement aquatique est susceptible d'être affecté. Cependant, il reste difficile de prévoir avec quelle intensité et par quels mécanismes il le sera. Cette recherche de doctorat avait pour objectif d'approfondir les connaissances sur l'impact d'une perturbation anthropique de type coupe forestière sur le fonctionnement du réseau trophique de l'omble de fontaine dans des lacs de la forêt boréale.

La présente thèse tire son originalité dans la spécificité de l'écosystème dans lequel elle a été réalisée. La majorité des études mesurant l'impact des coupes forestières sur les écosystèmes aquatiques se sont concentrées sur les écosystèmes lotiques (e.g. Roberge, 1996; Feller, 2005; Moore et Wondzell, 2005; Moore *et al.*, 2005). Cependant, peu de connaissances existent à propos des impacts des coupes forestières sur les lacs, particulièrement en forêt boréale. Par ailleurs, l'originalité de cette thèse tient aussi au fait de l'utilisation de la technique d'isotopes stables pour identifier le flux de la MO dans le réseau trophique et l'alimentation de l'omble de fontaine. L'analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote permet d'aborder les réseaux trophiques dans le cadre d'une approche écosystémique (Fry, 1991). De plus, étant donné que les perturbations comme la coupe forestière peuvent modifier les voies de transfert du carbone dans les réseaux trophiques, l'impact de cette perturbation devrait résulter en une modification dans la composition isotopique des organismes. Finalement, le plan d'expérience avant coupes – après coupes privilégié dans la réalisation de cette thèse lui confère aussi son originalité, en plus de s'avérer rigoureux et adapté pour la détection d'impacts anthropiques. La plupart des études mesurant l'impact des coupes forestières en lac sont des études comparatives. En effet, celles-ci ont décrit et comparé des variables dans des lacs coupés et dans des lacs témoins déduisant que les différences mesurées dans ces variables étaient attribuables aux coupes forestières (e.g. Carignan *et al.*, 2000; Patoine *et al.*, 2000; Planas *et al.*, 2000; Patoine *et al.*, 2002). Cependant, dans ces études les lacs n'ont pas été échantillonnés avant et après les coupes forestières et donc il n'est pas possible de séparer les changements liés à la coupe de la variabilité naturelle des conditions initiales. Dans une étude récente dans des lacs oligotrophes de la forêt boréale, Winkler *et al.* (2009) ont mesuré l'impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau une année avant et une année après la coupe. Ils ont trouvé une augmentation significative des concentrations en COD et en PT. Dans cette thèse, nous avons échantillonné les lacs avant et après la perturbation et ce jusqu'à deux années après les coupes. Ceci a permis de vérifier que dans la première année qui a suivi les coupes, il y a effectivement une augmentation des concentrations en COD et en PT

dans les lacs. Cependant, deux années après les coupes, le système était capable de retourner à son stade initial.

## **5.2 Rappel des objectifs**

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer l'impact d'une perturbation de type coupe forestière sur la qualité de l'eau et sur le fonctionnement du réseau trophique de l'omble de fontaine dans des lacs de la forêt boréale. Pour atteindre cet objectif, nous avons travaillé dans huit lacs en forêt boréale au nord du Lac St-Jean, dans le bassin hydrographique de la Rivière Mistassibi-Est (Chap. I, Fig. 1.4). Huit lacs avec des caractéristiques morphométriques semblables ont été choisis pour l'étude (Chap. I, Tableau 1.1). Les lacs ont été échantillonnés pendant trois étés consécutifs : 2008, 2009 et 2010. Quatre de ces lacs ont subi les effets de coupes forestières sur leur bassin versant à partir du second été d'échantillonnage (été 2009) (lacs coupe) et quatre lacs n'ont subi aucune perturbation lors de l'étude (lacs témoin). Tous les lacs ont été échantillonnés avant que ne débutent les coupes forestières (été 2008), puis ont été re-échantillonnés après les coupes (étés 2009 et 2010) (Chap. I, Fig. 1.5).

Notre objectif général était donc subdivisé en deux sous-objectifs : (i) décrire le fonctionnement du réseau trophique littoral et l'alimentation de l'omble de fontaine avant les coupes forestières et (ii) évaluer l'impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau, sur le réseau trophique littoral et sur l'alimentation de l'omble de fontaine une année et deux années après coupe.

Les objectifs spécifiques de la thèse étaient les suivants :

**Objectif 1 : Fonctionnement du réseau trophique littoral et alimentation de l'omble de fontaine avant la perturbation**

La forêt adjacente aux lacs (forêt riveraine) est susceptible d'avoir un grand impact sur l'écosystème aquatique, étant donné que ses apports en MO allochtone peuvent être considérables dans les lacs oligotrophes en forêt boréale. Dans ce chapitre, nous avons identifié l'utilisation de la MO autochtone et allochtone à l'aide du traçage isotopique. Nous avons aussi investigué le régime alimentaire et les changements ontogéniques dans la diète de l'omble de fontaine, le poisson le plus important économiquement au Québec, à l'aide des modèles isotopiques afin de tester les hypothèses suivantes : (1) La MO d'origine allochtone est la principale source de carbone pour les réseaux trophiques littoraux et pour l'omble de fontaine; (2) La diète de l'omble de fontaine est composée principalement par du zoobenthos et (3) Il y a des changements dans la diète de l'omble de fontaine liés à la taille du poisson.

**Objectif 2 : Impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau et sur la nature du COD**

Les coupes forestières sont susceptibles de modifier les processus biogéochimiques naturels dans les sols de la forêt riveraine, ce qui aurait un impact sur le transfert de nutriments et du COD dans les écosystèmes lacustres adjacents. Dans ce chapitre, nous avons investigué l'impact des coupes forestières sur les caractéristiques physico-chimiques et sur la nature du COD de l'eau dans les lacs afin de tester les hypothèses suivantes : La déforestation a un impact sur (1) la qualité de l'eau et (2) sur le COD dans les lacs ayant subi la coupe forestière une et deux années après la perturbation.

### **Objectif 3 : Impact des coupes forestières sur le réseau trophique littoral et sur l'omble de fontaine**

Le troisième objectif visait à mesurer l'impact des coupes forestières sur le transfert de MO dans les réseaux trophiques lacustres et sur le régime alimentaire de l'omble de fontaine. Cet objectif permettait de faire un lien avec les deux objectifs précédents : dans un premier temps, avant que les coupes forestières aient lieu, nous avons montré que les composantes du réseau trophique dépendent principalement de la MO d'origine allochtone (Chap. I, objectif 1). Dans un deuxième temps, après les coupes forestières, nous avons trouvé une augmentation du COD et du PT dans les lacs touchés par la coupe (Chap. II, objectif 2). Dans ce chapitre, nous avons investigué l'impact des coupes forestières sur le fonctionnement du réseau trophique lacustre et sur l'alimentation de l'omble de fontaine ainsi que sur les changements ontogéniques dans sa diète afin de tester les hypothèses suivantes : (1) Il y a une diminution de la contribution de la MO allochtone à la diète des invertébrés benthiques dans les lacs ayant subi la coupe forestière; (2) L'omble de fontaine a une alimentation plutôt zooplanctonique dans les lacs ayant subi la coupe forestière et (3) La déforestation a un impact sur les changements dans la diète de l'omble de fontaine liés à la taille du poisson.

## **5.3 Principaux résultats avant les coupes forestières**

### **5.3.1 Description du réseau trophique lacustre**

Nous avons mesuré les isotopes stables de carbone et de l'azote chez les producteurs primaires, les détritus, les invertébrés benthiques, le zooplancton et



l'omble de fontaine afin d'évaluer l'alimentation et la position trophique de l'omble de fontaine et de ses proies dans les huit lacs avant les coupes forestières. La MO d'origine terrestre (les feuilles des arbres principalement) s'est avérée être la principale source de nourriture des invertébrés benthiques dans sept des huit lacs échantillonnés, ce qui répond à la première hypothèse de ce chapitre. L'omble de fontaine, quant à lui, s'alimente principalement des macroinvertébrés benthiques dans tous les lacs, ce qui répond à la deuxième hypothèse de ce chapitre. Cependant, dans trois des huit lacs, le zooplancton a aussi contribué à la diète de l'omble de fontaine mais dans une plus faible proportion.

Ces résultats confirment l'importance de la contribution du carbone allochtone particulaire pour les organismes aquatiques dans les lacs oligotrophes (France, 1997; Weidel *et al.*, 2008; Premke *et al.*, 2010). En effet, l'apport en MO d'origine allochtone peut même excéder la production primaire autochtone dans les lacs oligotrophes (Carpenter *et al.*, 2005). Les concentrations en COD élevées que l'on trouve dans ces lacs influencent la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau (Carignan *et al.*, 2000; Karlsson *et al.*, 2009), ce qui limite la production autochtone (Jones, 1992). La MO d'origine allochtone a donc un rôle majeur dans ces systèmes.

Nous avons montré que dans ces lacs oligotrophes de la forêt boréale, les consommateurs primaires benthiques dépendent principalement de la MO allochtone. Les consommateurs primaires sont les proies des macroinvertébrés prédateurs (Merritt et Cummins, 1998) et ces derniers sont des proies pour l'omble de fontaine. Nous avons donc un réseau trophique où la MO d'origine allochtone est transférée le long de la chaîne trophique jusqu'aux poissons, les invertébrés benthiques faisant le lien entre le carbone d'origine terrestre et les poissons. Ces résultats ne font qu'appuyer les résultats d'autres travaux récents qui ont démontré l'importance du carbone d'origine terrestre pour le fonctionnement des réseaux trophiques lacustres (Weidel *et al.*, 2008; Premke *et al.*, 2010; Solomon *et al.*, 2011).

### 5.3.2 Régime alimentaire de l'omble de fontaine

L'omble de fontaine dépend principalement des macroinvertébrés benthiques prédateurs pour son alimentation avec des contributions qui varient entre 60 et 90%. Le zooplancton a aussi contribué entre 28 et 37% à la diète de l'omble de fontaine dans trois des huit lacs étudiés. L'omble de fontaine est un prédateur visuel et il s'alimente des proies les plus abondantes et les plus visibles, sélectionnant les plus grosses proies (Allan, 1978). La plus grosse taille des macroinvertébrés benthiques par rapport aux proies pélagiques serait énergiquement plus avantageuse pour l'omble de fontaine (Vander Zanden *et al.*, 2006). Ceci expliquerait la plus grande proportion des macroinvertébrés benthiques prédateurs dans la diète du poisson par rapport au zooplancton, ce qui a aussi été montré dans d'autres études (Lacasse et Magnan, 1992; Power *et al.*, 2002; Herwig *et al.*, 2004).

L'omble de fontaine peut coexister dans plusieurs lacs avec d'autres espèces, spécialement avec le meunier noir (*Catostomus commersoni*), un poisson benthivore (Scott et Crossman, 1973). Lorsque l'omble de fontaine habite en sympatrie avec le meunier noir, il peut changer sa niche trophique de zoobenthivore à zooplanctivore, en réponse à la compétition interspécifique (Magnan, 1988; Lacasse et Magnan, 1992). Dans cette étude, seul un des huit lacs contenait de l'omble de fontaine et du meunier noir (lac 8, Chap. I et lac P4, Chap. II et Chap. III). Dans ce lac, le zooplancton représente 32% de la diète de l'omble de fontaine. Ceci serait consistant avec un changement dans la niche alimentaire de l'omble de fontaine dû à la compétition avec le meunier noir. Cependant, ce ne serait pas la seule explication, étant donné que dans deux autres lacs sans meunier noir, le zooplancton a contribué à la diète de l'omble de fontaine. Il existe probablement d'autres caractéristiques dans ces deux lacs qui influencent l'alimentation

planctonique de l'omble de fontaine mais qui n'ont pas été échantillonnées dans cette étude.

Nous avons aussi observé un ajustement de la diète de l'omble de fontaine en fonction de la taille, en lien avec la troisième hypothèse de ce chapitre. Ceci indiquerait un changement ontogénique dans la stratégie d'alimentation. Le changement ontogénique est un processus normal chez les poissons (Werner et Gilliam, 1984). Dans cette étude, la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  a montré une relation complexe avec la taille du poisson. Nous avons trouvé une corrélation négative entre la taille des poissons et leurs signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  dans seulement trois des huit lacs, ce qui indiquerait que les poissons de plus grande taille ont une alimentation plus pélagique que littorale comparativement aux poissons de plus petite taille. D'autres études ont montré une corrélation positive entre les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  et la taille du poisson (Grey, 2001; Xu *et al.*, 2007). Cependant, ces auteurs ont considéré les stades alevin et juvénile, ce qui n'a pas été considéré dans notre étude. De plus, un changement dans la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  indiquerait un changement dans l'alimentation benthique ou pélagique (Vander Zanden *et al.*, 1998). Un changement dans la diète relié aux niveaux trophiques ne serait pas donc détectable avec les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$ .

En revanche, nous avons trouvé une corrélation positive entre la signature en  $\delta^{15}\text{N}$  et la taille de l'omble de fontaine sa taille dans sept des huit lacs. Ceci est typique d'un changement ontogénique dans la stratégie d'alimentation du poisson (Power *et al.*, 2002) et cela a déjà été montré dans d'autres études portant sur l'omble de fontaine (Power *et al.*, 2002; Tremblay-Rivard, 2007) et aussi sur d'autres espèces de poissons (Grey, 2001; Xu *et al.*, 2007). À fur et à mesure que le poisson grandit, il est capable de capturer des plus grandes proies des niveaux trophiques supérieurs (Power *et al.*, 2002), ce qui expliquerait l'enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  avec la taille du poisson.

## 5.4 Principaux résultats après les coupes forestières

### 5.4.1 Impact des coupes forestières sur la qualité de l'eau

Suite à une coupe forestière sur le bassin versant des lacs en forêt boréale, les concentrations en PT augmentent significativement quand les trois années d'échantillonnage sont considérées. Une augmentation du PT suite aux coupes forestières a déjà été montrée par d'autres auteurs en forêt boréale (Lamontagne *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009). Les concentrations en chl *a*, COD et en éléments nutritifs ne différaient pas significativement entre le traitement et l'année, aucun impact de la perturbation n'a pu être détecté. Par contre, les concentrations en COD augmentent significativement quand nous considérons l'année avant et l'année après la perturbation, en accord avec Winkler *et al.* (2009), ce qui suggère que le système a répondu immédiatement à la perturbation mais qu'il s'est stabilisé avec le temps.

L'augmentation du COD suite aux coupes forestières peut être due à plusieurs causes. Premièrement, les concentrations en COD sont fortement reliées au débit d'eau dans le bassin hydrographique, au type de végétation et à la température de l'eau (Hudon *et al.*, 1996; Morris, 2009). Dans la forêt, les concentrations en COD sont contrôlées en grande partie par des processus biologiques (décomposition, activité microbienne) qui dépendent largement de la température du sol et des conditions d'humidité (Kalbitz *et al.*, 2000). La sensibilité des sols aux changements dans la température et dans l'humidité pour la production du COD (Kalbitz *et al.*, 2000; Morris, 2009) serait donc la cause d'une augmentation du COD dans le sol. Deuxièmement, après les opérations de coupe, des souches, des branches et des débris d'arbres sont laissés dans le bassin versant, ce qui dégage une quantité



considérable de COD s'écoulant dans les lacs adjacents (Laudon *et al.*, 2009). Finalement, le retrait de la canopée des arbres coupés augmenterait l'infiltration de l'eau dans le sol de la forêt riveraine et le drainage du COD dans les lacs avec la fonte des neiges (Wang et Bettany, 1995).

L'augmentation dans la concentration du COD une année après les coupes est susceptible d'avoir un impact sur la disponibilité de la lumière dans les lacs. Par exemple, une augmentation du COD pourrait réduire la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau et par conséquent, la productivité primaire (Petersen *et al.*, 1997). Cependant, nous n'avons pas trouvé de différences significatives pour la Chl *a* suite à la coupe dans notre étude. Les concentrations en COD plus élevées ont probablement limité la pénétration de la lumière dans les lacs coupés. Néanmoins, cet effet a été probablement compensé par l'augmentation de l'apport en nutriments dans les lacs coupés qui auront stimulé la production primaire. Ceci a déjà été montré dans d'autres études similaires (Rask *et al.*, 1998; Carignan *et al.*, 2000; Winkler *et al.*, 2009).

Les activités de coupes forestières semblent avoir un impact à court terme (i.e., une année après la perturbation) sur les concentrations en COD et en PT. Il apparaît cependant que cet impact est totalement atténué deux ans après la perturbation. Ceci suggère que le système lacustre est résilient, étant donné qu'il a la capacité de retrouver un fonctionnement et un développement normaux après avoir subi une perturbation importante (Steinman *et al.*, 1991). Ces résultats nous ont permis de vérifier une partie de la première hypothèse de ce chapitre. Notre hypothèse proposait des effets de la coupe sur la qualité de l'eau une et deux années après celle-ci mais les effets de la coupe sur la qualité de l'eau se sont fait ressentir seulement une année après la coupe. Il y a ici une différence intéressante avec l'étude à Carignan *et al.* (2000) qui ont montré une différence persistante de COD entre les lacs témoins et les lacs coupés. Cette différence pourrait être due à une



dégradation du COD qui pourrait être plus rapide en zone littorale (dont il est question dans la présente étude) qu'en zone pélagique (dont il est question dans l'étude à Carignan *et al.*, 2000). Ou bien cette différence tiendrait peut-être aux différences dans les temps de résidence de l'eau dans les lacs. Dans cette étude, les temps de résidence sont plus courts que dans l'étude à Carignan *et al.* (2000). Des temps de résidence trop courts pourraient faire en sorte qu'au moment de l'unique événement d'échantillonnage annuel, les lacs se soient vidés plusieurs fois de la matière reçue du bassin versant terrestre. Ceci pourrait expliquer en partie pourquoi l'augmentation observée du COD est plutôt faible (20%) une année après la coupe et indétectable deux années après, en dépit des fortes proportions de territoire déboisé. De plus, la variabilité interannuelle (i.e. les précipitations) et les conditions hydrologiques (i.e. le ruissellement) influencent énormément le mouvement des solutés vers les surfaces aquatiques (Fawcett *et al.*, 1994). Nous avons calculé les précipitations annuelles pour les 3 années d'échantillonnage et celles-ci ne diffèrent pas beaucoup. La précipitation annuelle une année après la coupe (2009) a été de 627 mm tandis que deux années après coupe (2010), la précipitation annuelle a été de 573 mm. Nous pouvons donc conclure que la coupe forestière serait le facteur influençant le plus le système comparativement à un facteur naturel comme la précipitation qui n'a pas été très différente d'une année à l'autre. Il existe néanmoins d'autres facteurs qui auraient pu masquer des effets de la coupe forestière à plus long terme. Les réponses des processus biogéochimiques aux perturbations dans les bassins versants ne sont pas tous immédiats. Il y a certains processus qui prennent plusieurs années avant de pouvoir être détectables, par exemple les changements dans la composition de la matière organique et les changements dans la composition de la végétation. Ces changements pourraient, à plus long terme, avoir un impact sur les nutriments et sur le COD qui sont exportés dans les lacs.

#### 5.4.2 Impact des coupes forestières sur la nature du COD

La matière organique dissoute colorée (cDOM) n'a pas été affectée par les coupes forestières, ce qui suggère que la qualité de la MO ne diffère pas entre les lacs témoins et les lacs coupés. Ainsi, la déforestation de la forêt riveraine n'a pas affecté significativement le processus responsable de la production et le transport du COD dans les lacs. Ceci a aussi été appuyé par les mesures de fluorescence. Les spectres d'émission-excitation de fluorescence en trois dimensions des trois années d'échantillonnage ont montré deux pics principaux de fluorescence associés à une composante de MO d'origine allochtone. Cette composition a été retrouvée durant les trois années d'échantillonnage, autant dans les lacs coupés et témoins.

Les valeurs de l'indice de fluorescence FI ont varié entre 1,60 et 1,75 dans tous les lacs et toutes les années d'échantillonnage. Ces valeurs se situent entre 1,4 (COD d'origine terrestre) et 1,9 (COD d'origine autochtone), ce qui représente un mélange des deux sources (McKnight *et al.*, 2001; Birdwell et Engel, 2010). La contribution relative de MO d'origine autochtone ou allochtone ne peut être discernée par l'utilisation de cet indice. En revanche, les valeurs pour l'indice BIX ont varié entre 0,35 et 0,42, ce qui suggère que le COD serait composé principalement par de la MO d'origine allochtone (Vacher, 2004). Les grands pics associés aux substances humiques que nous avons trouvés lors de notre étude ne font que confirmer l'importance de la MO d'origine allochtone dans les lacs oligotrophes. Ces substances humiques limitent la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau ce qui représente un environnement défavorable pour la fixation du carbone par photosynthèse par les producteurs primaires (Jones, 1992). La production primaire s'avère donc limitée, tel qu'observé dans les faibles valeurs de chl *a* trouvées dans nos lacs. Les valeurs de  $SUVA_{254}$  obtenues (1,87 – 2,10) ont été légèrement plus

faibles que les valeurs trouvées dans d'autres études en forêt boréale pour cette variable (Wickland *et al.*, 2007; Balcarczyk *et al.*, 2009), ce qui indiquerait un faible composé aromatique dans le COD. Les valeurs trouvées pour la pente spectrale sont similaires à celles trouvées dans d'autres études en forêt boréale (Galgani *et al.*, 2011). Aucun impact des coupes forestières n'a été trouvé pour les variables de  $SUVA_{254}$  ni pour la pente spectrale, étant donné qu'aucune différence significative n'a été trouvée pour l'interaction entre le traitement et l'année. Ceci indiquerait que les coupes ont un impact sur la quantité du COD qui est disponible mais pas sur la qualité de ceux-ci. O'Driscoll *et al.* (2006) ont également observé dans quelques lacs de la forêt boréale du Québec touchés par la coupe forestière, une augmentation significative dans les concentrations en COD. Cependant, ils n'ont pas trouvé des changements dans l'aromaticité du COD. Les activités de coupes forestières n'ont pas donc affecté la nature de la MO retrouvée dans les lacs. Cette matière est essentiellement d'origine allochtone dans tous les lacs. Nous rejetons donc la deuxième hypothèse de ce chapitre étant donné qu'on n'a pas observé d'effet de la coupe forestière sur la nature du COD.

#### 5.4.3 Impact des coupes forestières sur le réseau trophique littoral

Les résultats de nos analyses isotopiques ont montré que la principale source de carbone pour les consommateurs benthiques primaires est la MO d'origine allochtone (feuilles) autant dans les lacs témoins que les lacs coupés. Aucun impact de la coupe forestière n'a été détecté sur le transfert de la MO allochtone dans les lacs à l'étude et nous rejetons donc la première hypothèse de travail pour le chapitre IV.

#### 5.4.4 Impact des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine

Les résultats des analyses des données isotopiques des échantillonnages des trois années nous ont permis de vérifier que les proportions de macroinvertébrés benthiques dans la diète de l'omble de fontaine étaient significativement moins élevées dans les lacs ayant subi des coupes forestières par rapport aux lacs témoins la première année après les coupes (2009). Dans les lacs coupés en 2009, la principale source de carbone pour l'omble de fontaine a été le zooplancton avec une contribution de 64% dans sa diète. Ceci indiquerait un changement dans la diète de l'omble de fontaine dans les lacs coupés vers une alimentation planctivore une année après les coupes forestières, ce qui a déjà été suggéré dans d'autres lacs dans la même région (Tremblay-Rivard, 2007). Ces résultats nous ont permis de vérifier la deuxième hypothèse pour ce chapitre étant donné que nous observons un impact de la coupe forestière sur l'alimentation de l'omble de fontaine. Cependant, deux années après la coupe, l'alimentation devient plutôt zoobenthique (condition originale, avant la coupe) avec une contribution plus faible du zooplancton qu'en 2009.

Une proportion plus élevée du zooplancton dans la diète de l'omble de fontaine en 2009 dans les lacs coupés pourrait être expliquée par une augmentation de l'abondance du zooplancton dans ces lacs. La difficulté ici serait d'expliquer comment le zooplancton a pu devenir plus abondant dans les lacs coupés si ses ressources alimentaires n'ont pas augmenté (pas de différence significative pour la Chl *a* suite à la coupe dans notre étude). Aucune des études portant sur l'impact des coupes forestières sur les écosystèmes lentiques n'a montré une réponse écologique du zooplancton suite aux coupes forestières (Patoine *et al.*, 2000; Tremblay-Rivard, 2007; Winkler *et al.*, 2009), à l'exception de Leclerc *et al.* (2011b).



Leclerc *et al.* (2011b) ont montré une augmentation significative de *Daphnia spp.* dans des lacs de la forêt boréale une année après la coupe forestière. *Daphnia spp.* est très sensible aux niveaux de phosphore présents dans les lacs étant donné que sa demande en phosphore est très élevée (Hessen, 1997). L'augmentation du PT une année après les coupes forestières (2009) pourrait donc expliquer l'augmentation dans l'abondance du zooplancton. Il y a une autre explication qui pourrait justifier le changement dans la diète de l'omble de fontaine vers une alimentation plutôt zooplanctonique. Les coupes forestières sont responsables d'une augmentation du COD dans les lacs (Chap. III). Cette augmentation dans le COD pourrait constituer un facteur environnemental susceptible d'influencer la détection de la proie par un prédateur. Le COD, par sa contribution à la couleur de l'eau, diminuerait l'intensité lumineuse suffisamment pour nuire à la capture de proies par l'omble de fontaine. L'omble de fontaine est un prédateur visuel, se nourrissant des proies les plus visibles (Allan, 1978). L'habilité des poissons prédateurs visuels de détecter leurs proies dépend de l'intensité de la lumière, de la transparence de l'eau et des caractéristiques des proies (Aksnes et Utne, 1997). D'autres caractéristiques des proies comme la coloration et la taille pourraient aussi avoir une influence sur la détection de ses proies par l'omble de fontaine. Les invertébrés benthiques ont une coloration plutôt sombre et ils deviennent plus cryptiques dans les eaux colorés par rapport au zooplancton, qui offre un plus grand contraste dans le même environnement (Sweka et Hartman, 2001). En 2010, la concentration en COD est revenue à sa valeur originale (avant la coupe forestière) dans les lacs coupés, ce qui a probablement permis à l'omble de fontaine de réoccuper sa niche alimentaire originale, avec les macroinvertébrés benthiques comme principale source de carbone. Il serait judicieux d'effectuer des mesures de COD et de transparence ainsi que d'abondance des proies si d'autres études étaient menées sur ce sujet afin d'être plus à même de discuter des effets rencontrés.

La signature isotopique en  $\delta^{13}\text{C}$  des ombles de fontaine est devenue significativement plus appauvrie avec l'augmentation de la taille du poisson dans les



lacs coupés en 2009. Ceci indiquerait un changement dans la diète liée à la taille du poisson. Dans les lacs de petite taille, comme les lacs échantillonnés dans notre étude, la signature isotopique en carbone du zooplancton est très appauvrie en  $\delta^{13}\text{C}$  (Vander Zanden *et al.*, 1998). De plus, une signature appauvrie en  $\delta^{13}\text{C}$  est typique d'une alimentation pélagique (France, 1997). L'appauvrissement en  $\delta^{13}\text{C}$  dans la signature isotopique des ombles de fontaine avec l'augmentation de la taille indiquerait un changement dans la diète des poissons vers une alimentation zooplanctonique. Ceci ne fait qu'appuyer notre hypothèse sur un changement dans l'alimentation de l'omble de fontaine vers une stratégie d'alimentation planctonique dans les lacs touchés pas la coupe forestière dû à une diminution de l'intensité lumineuse dans l'eau. De plus, cet appauvrissement du contenu en  $\delta^{13}\text{C}$  du poisson en 2009 dans les lacs coupés concerne particulièrement les plus gros individus. Ainsi, seulement les poissons adultes s'aventureraient dans la zone pélagique, là où les densités de zooplancton sont vraisemblablement plus fortes.

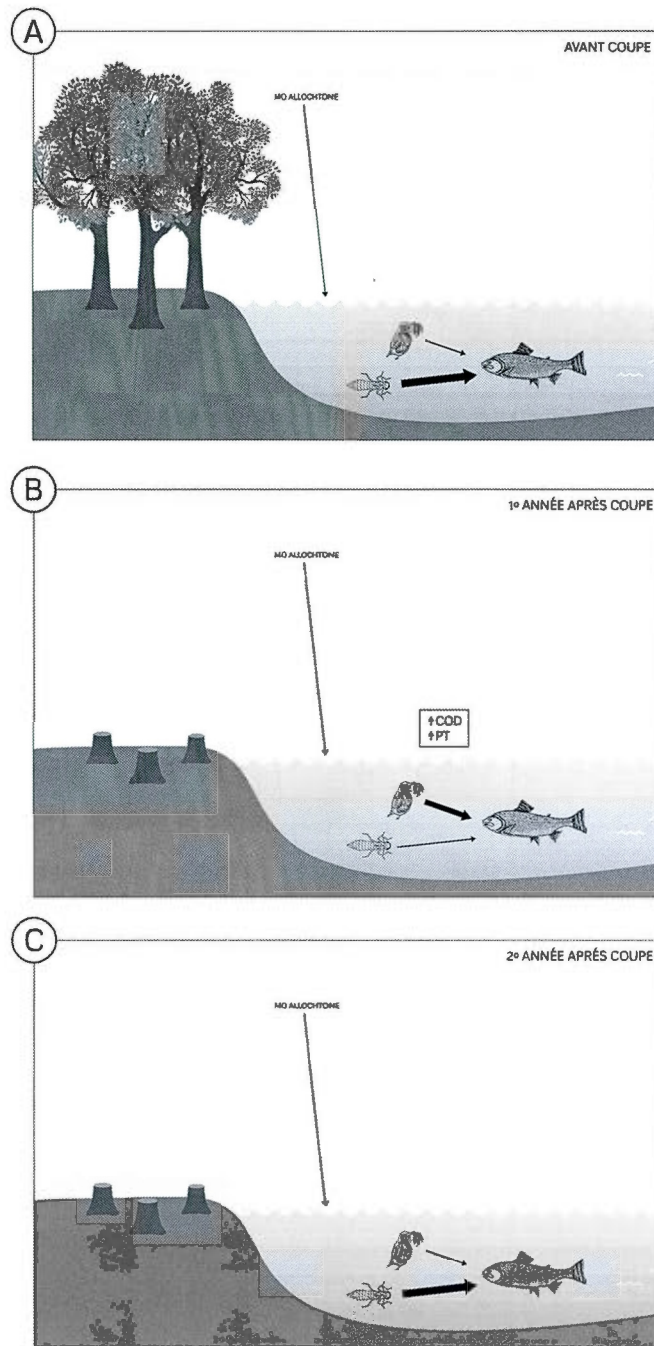
La relation des isotopes stables d'azote avec la longueur des ombles de fontaine démontre bien que le niveau trophique est d'autant plus élevé que le poisson est gros. Cette relation est significativement plus prononcée dans les lacs témoin suggérant que les ombles des lacs coupés tardent à consommer des organismes associés à un plus haut niveau trophique tels que des invertébrés benthiques ou d'autres poissons.

## 5.5 Conclusion

Les résultats de cette thèse montrent que la principale source de MO dans les lacs oligotrophes de petite taille en forêt boréale est principalement d'origine allochtone, celle-ci provenant de la forêt riveraine adjacente (Fig. 5.1a). Le couplage entre les écosystèmes terrestre et aquatique est donc très important dans ces

systèmes, les détritiques d'origine terrestre ayant un rôle majeur dans l'apport de MO dans les lacs. La diète de l'omble de fontaine dans ces lacs est majoritairement composée par des macroinvertébrés benthiques prédateurs et en plus faible proportion par du zooplancton (Fig. 5.1a).

L'impact des coupes forestières a engendré une augmentation du COD et du PT dans les lacs étudiés une année après la perturbation. Nous proposons l'hypothèse que cette augmentation du COD a conduit à une diminution de l'intensité lumineuse dans l'eau, ce qui a provoqué un changement dans la diète de l'omble de fontaine vers une alimentation planctonique, étant donné que l'omble de fontaine est un prédateur visuel (Fig. 5.1b). Tous ces changements ont cependant été atténués deux ans après la perturbation. La diète de l'omble de fontaine était composée par des macroinvertébrés benthiques prédateurs principalement deux années après la coupe, comme cela était avant la perturbation (Fig. 5.1c). Ceci montre donc que les lacs étudiés ont une certaine résilience. Par ailleurs, l'écosystème forestier pourrait également l'être. Par exemple, les plantes, les arbustes et la régénération conservés sur le parterre de coupe pourraient commencer à limiter les apports d'eau au lac par ruissellement deux ans après la coupe et ainsi limiter les apports du COD et d'éléments nutritifs.



**Figure 5.1** Fonctionnement du réseau trophique lacustre (A) avant, (B) une année après et (C) deux années après les coupes forestières. La grosse flèche indique la principale source de nourriture pour l'omble de fontaine tandis que la flèche plus étroite indique une contribution plus faible de cette source de nourriture à l'alimentation de l'omble de fontaine. MO : matière organique.

## 5.6 Portée de l'étude

L'omble de fontaine est l'espèce de poisson la plus pêchée au Québec. Ce projet de recherche a contribué à mieux comprendre les interactions de cette espèce avec les activités sur les bassins versants des lacs qui l'hébergent. Cette étude contribue de manière significative à notre connaissance des mécanismes par lesquels une perturbation anthropique dans le bassin versant des lacs boréaux peut influencer l'écologie de l'omble de fontaine.

Pour contribuer à une meilleure gestion de l'omble de fontaine, deux résultats principaux émergent de ce projet de recherche :

- les écosystèmes lacustres en forêt boréale dépendent indirectement de la MO produite par les écosystèmes forestiers riverains.
- il existe une forte résilience des systèmes lacustres étudiés puisqu'ils retournent à leur état initial deux années après la coupe

La stratégie de coupe utilisée (CPRS) ainsi que les bandes riveraines peuvent avoir joué un rôle important dans la production d'omble de fontaine en lac. Cependant, rien dans ce travail ne permet d'estimer l'effet des bandes riveraines .

Enfin, il est important de rappeler que ce projet de recherche s'est penché essentiellement sur la phase lacustre de l'omble de fontaine, peu étudiée jusqu'à maintenant. La reproduction et la phase juvénile de l'omble de fontaine se déroulent généralement dans les petits cours d'eau tributaires aux lacs et il a été montré que l'augmentation de la sédimentation sur les sites de fraye est néfaste à la survie des jeunes ombles. Ainsi, les bonnes pratiques de voirie forestière sont toujours

importantes pour assurer la conservation des populations d'omble de fontaine dans la forêt québécoise.

Les résultats obtenus dans le cadre de ce projet de doctorat démontrent que la modification du bassin versant d'un lac peut influencer la dynamique trophique des écosystèmes aquatiques. Ce projet de recherche a également favorisé une approche intégrée des écosystèmes terrestres et aquatiques en regard des coupes forestières en forêt boréale, une approche souvent occultée dans les études centrées sur un seul type d'écosystème. Nous avons montré le rôle majeur des détritux d'origine terrestre sur le fonctionnement du réseau trophique aquatique et ce, avant et après la perturbation de type coupe forestière.

Finalement, cette étude nous a permis de mettre en évidence l'importance de la zone littorale dans les lacs, étant donné que la diète de l'omble de fontaine serait composée principalement par du zoobenthos présent dans la zone littorale. En effet, les habitats benthiques littoraux représentent une composante critique des écosystèmes lacustres (Schindler et Scheuerell, 2002). La zone littorale est essentiellement caractérisée par une plus faible profondeur, des eaux plus transparentes et des concentrations en oxygène plus élevées qu'en milieu pélagique (Wetzel, 2001). Grâce à ces caractéristiques, la faune aquatique est généralement plus riche et diverse dans la zone littorale que dans la zone pélagique des lacs (Wetzel, 2001). Malgré son importance, l'influence de la zone littorale sur le fonctionnement trophique et la productivité des systèmes lacustres a souvent été sous-estimée (Vadeboncoeur *et al.*, 2002). De plus, la zone littorale est celle qui est adjacente à la forêt riveraine et elle est donc la première zone à ressentir les effets d'une perturbation dans l'écosystème terrestre.



## 5.7 Limitations de l'étude

### 5.7.1 Variabilité naturelle

Pour une gestion durable des ressources aquatiques, les projets d'aménagement ou d'exploitation devraient opérer à l'intérieur de la fourchette de variabilité naturelle des écosystèmes. Il est légitime de se questionner sur l'influence de la variabilité naturelle sur nos résultats. En effet, ce plan d'expérience risque d'imputer aux coupes forestières l'effet de la variabilité naturelle qui existe entre les écosystèmes lacustres (Winkler *et al.*, 2009). Par exemple, les différents régimes de pluie pendant les trois ans d'échantillonnage pourraient avoir eu un impact sur la MO transportée dans les eaux de ruissellement vers les lacs, ce qui risquerait de changer l'interprétation de nos résultats. Néanmoins, dans le plan d'échantillonnage utilisé dans ce projet, les lacs témoins nous ont permis de minimiser l'effet de la variabilité naturelle. Les lacs échantillonnés étaient éloignés les uns des autres par une vingtaine de kilomètres approximativement (Fig. 1.4) et donc les données météorologiques devraient être semblables pour tous les lacs. Par ailleurs, la présence du meunier noir dans un lac ajoute également un élément de variabilité qui pourrait avoir interféré sur les résultats en relation avec l'impact de la coupe forestière. Finalement, la différence de profondeur moyenne entre les lacs témoins (2,4 m en moyenne) et les lacs coupés (5,8 m en moyenne) aurait pu influencer les résultats. Cependant, cette étude porte sur la zone littorale et la profondeur moyenne est un indice qui tient compte de la morphologie générale du lac.

Les résultats de cette thèse seraient applicables aux lacs oligotrophes des écosystèmes boréaux, reconnus pour avoir des concentrations de COD très élevées. Cependant, il serait imprudent d'extrapoler ces résultats à d'autres écosystèmes aquatiques avec des conditions totalement différentes.

### 5.7.2 Limitation de l'analyse en isotopes stables

L'analyse en isotopes stables est un outil très puissant et de plus en plus utilisé dans l'étude de la dynamique des réseaux trophiques (; Post, 2002). Les modèles isotopiques sont utilisés surtout pour déterminer les contributions relatives des différentes sources de nourriture au régime alimentaire des animaux (Phillips, 2001; Post, 2002; Galván *et al.*, 2012). Même si ces modèles sont incontestablement très utiles, ils ont des limitations.

Premièrement, le choix des sources à incorporer dans le modèle est une étape essentielle et délicate qui précède l'utilisation des modèles isotopiques. Les isotopes stables offrent des avantages par rapport à d'autres méthodes traditionnelles (observations directes, contenus stomacaux) étant donné qu'ils fournissent de l'information pas seulement sur ce qui a été ingéré mais aussi sur ce qui a été assimilé (Post, 2002). Cependant, les méthodes traditionnelles sont complémentaires aux modèles isotopiques, étant donné qu'elles fournissent une résolution taxonomique de la diète qui est nécessaire pour le choix des sources dans la composition de la diète du consommateur (Vander Zanden *et al.*, 1997). En effet, les modèles isotopiques ne permettent pas de discriminer entre les aliments qui sont consommés ou pas consommés puisque toutes les sources rentrées dans le modèle isotopique auront un pourcentage d'occurrence (ou bien il n'aura pas de solution offerte par le modèle) (Caut *et al.*, 2008). Cela montre l'importance de bien choisir les sources (à partir des méthodes traditionnelles) lors de l'utilisation des modèles isotopiques. De plus, idéalement, les sources choisies doivent avoir des valeurs isotopiques significativement différentes. Dans cette étude, nous n'avons pas réussi à séparer toutes les sources complètement, sans qu'il y ait du

chevauchement dans les signatures isotopiques des sources choisies, surtout pour les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  des sources basales.

Deuxièmement, l'utilisation d'une valeur de fractionnement fixe tirée de la littérature a été souvent suggérée comme une possible source d'erreur dans la détermination du régime alimentaire des consommateurs (Caut *et al.*, 2008). En effet, la valeur de fractionnement peut varier selon l'état nutritionnel du consommateur, sa taille, son âge, le tissu choisi et la composition de sa diète (Minagawa et Wada, 1984; Ben-David et Schell, 2001). De plus, les différents voies métaboliques des éléments de la diète jusqu'aux tissus peut contribuer aux variations dans les facteurs de fractionnement (Caut *et al.*, 2008). Ainsi, l'utilisation des valeurs de fractionnement fixes dans les modèles isotopiques, peut conduire à des résultats incorrects. Cependant, il s'avère extrêmement difficile de trouver la valeur de fractionnement exacte pour un consommateur. Dans cette étude, nous avons donc utilisé des valeurs de fractionnement fixes et le plus communément utilisées dans la littérature. Finalement, ces modèles sont basés sur des présuppositions restrictives et ils fournissent des estimations plutôt que des valeurs exactes des contributions au régime des consommateurs (Phillips, 2001).

L'utilisation des modèles isotopiques pour comprendre et pour estimer la composition de la diète d'un consommateur est encore complexe. L'analyse en isotopes stables est cependant à ces jours une de méthodes de plus puissante pour l'étude des réseaux trophiques et la diète des consommateurs.

### 5.7.3 Variabilité temporelle

L'échantillonnage de cette étude a été réalisé pendant trois étés consécutifs et à chaque été, la période d'échantillonnage étant toujours en juillet. Les résultats de

cette étude ne s'appliquent donc que pour une période précise de l'année, soit l'été. De plus, lors de l'utilisation de l'analyse en isotopes stables, il faut faire attention aux différentes taux de renouvellement entre les organismes. La signature isotopique des invertébrés varie beaucoup plus rapidement que celle des poissons, qui ont un taux de renouvellement des tissus beaucoup plus lent que les invertébrés. Les résultats de l'analyse isotopique pour comprendre l'alimentation de l'omble de fontaine seraient donc valides pour la période d'échantillonnage seulement, soit l'été.

#### 5.7.4 Proies terrestres

L'omble de fontaine est un poisson carnivore généraliste qui peut se nourrir d'une grande variété d'organismes (Scott et Crossman, 1974). Il a été démontré que les populations d'ombles de fontaine allopatriques se nourrissent principalement de zoobenthos (Tremblay-Rivard, 2007), tandis que ceux qui vivent en sympatrie avec le meunier noir (*Catostomus commersoni*) s'alimentent davantage de zooplancton (Tremblay et Magnan, 1991). Des végétaux et des petits mammifères ont déjà aussi été observés dans leur contenu stomacal (Scott et Crossman, 1974). Le cannibalisme a aussi été observé chez cette espèce qui se nourrit à l'occasion des œufs et de ses jeunes au printemps (Ricker, 1932). Pour ce qui est des jeunes et des spécimens de taille moyenne, ils peuvent aussi avaler entre 10 (Tremblay-Rivard, 2007) et 30% (Vander Zanden *et al.*, 2006) de proies terrestres. Nous n'avons pas échantillonné cette dernière source et nous avons donc sous-estimé une source de MO allochtone importante pour l'alimentation de l'omble de fontaine sous forme de proies terrestres. Nous recommandons que cette source soit prise en considération lors de prochaines études.



## 5.8 Perspectives

Cette thèse doctorale nous a permis d'approfondir les connaissances sur le fonctionnement des réseaux trophiques lacustres en forêt boréale, ainsi que l'impact des coupes forestières sur les conditions environnementales abiotiques et biotiques des lacs boréaux. Les résultats obtenus ouvrent la voie à de nouvelles questions et perspectives de recherche.

### 5.8.1 Effets de la hausse de COD sur l'alimentation de l'omble de fontaine

Nos résultats suggèrent que la hausse du COD post-coupes serait à l'origine du changement dans l'alimentation de l'omble de fontaine à cause d'une diminution de l'intensité lumineuse dans l'eau. Cette diminution nuirait à la visibilité et la détection des proies benthiques par l'omble de fontaine. La teneur en COD contribue à la transparence de l'eau, mais peu d'études se sont attardées à décrire l'influence de la couleur de l'eau sur l'alimentation des poissons. La majorité des larves et des juvéniles de poissons comme l'omble de fontaine sont des prédateurs visuels (Blaxter, 1986; Sandström, 1999). La visibilité d'une proie pour un prédateur visuel requiert la détection d'une différence de contraste entre la proie et son environnement (arrière-plan), cette différence dépendant des propriétés optiques de l'objet (la proie), de l'arrière-plan et du médium (Hinshaw, 1985; Utne-Palm, 2002).

Une expérimentation en laboratoire permettrait de vérifier l'effet d'un gradient de COD sur la détection et le taux de capture des proies chez l'omble de fontaine. En contrôlant la concentration de COD, il serait possible de mesurer l'influence des propriétés optiques de l'arrière-plan et du médium. De plus, en offrant aux poissons des proies de couleur et de taille variées, il serait possible de vérifier l'influence de la



couleur de l'eau sur la sélection des proies en fonction de leur type ou de leur taille. De telles données amélioreraient nos connaissances sur l'écologie de l'alimentation de l'omble de fontaine des lacs boréaux reconnus pour avoir des concentrations de COD parmi les plus élevées.

#### 5.8.2 Contenus stomacaux

L'analyse taxonomique des contenus stomacaux de l'omble de fontaine échantillonnés en 2008, 2009 et 2010 a été réalisée par Martin Bélanger, étudiant à la maîtrise à l'Université du Québec à Chicoutimi. Cette identification a été faite sur 529 ombles de fontaine au total. Parmi ceux-ci, 514 individus avaient ingéré au moins une proie. Plus de 52 850 proies appartenant à plus de 108 taxons différents ont été identifiées. Il n'y avait pas de différence du volume moyen des proies ingérées entre les trois années à l'étude dans les lacs ayant subi des coupes forestières et les lacs témoins. Un total de 71 taxa ont été identifiés dans tous les estomacs des poissons. Les taxa dominant sont : *chaoboridae*, *chironomidae*, autres *diptera*, *ephemeroptera*, *ephemeridae*, *chydoridae*, *daphnidae*, *libellulidae* / *corduliidae* et *aranea*.

Le même modèle d'ANOVAs utilisé dans le Chap. III pour évaluer l'impact des coupes forestières sur le réseau trophique a été effectué sur l'abondance par nombre, l'abondance par poids/secs, l'abondance totale ( $N$ ), la richesse ( $S$ ), l'équitabilité de piélou ( $J'$ ) et la diversité de Shannon ( $H'$ ) des proies contenues dans les estomacs des ombles de fontaine. Les résultats obtenus n'ont pas permis de déceler de différences significatives entre les lacs coupés et témoins qui pourraient être associées à la coupe forestière. Suite à l'analyse des contenus stomacaux, les résultats ont montré que l'alimentation des ombles de fontaine était majoritairement constituée de consommateurs primaires (benthos) peu importe le type de lac, et ce,

pour chacune des années d'échantillonnages. En ce qui a trait à la diète en termes de poids/sec, encore une fois, les consommateurs primaires étaient dominants. Par ailleurs, aucune différence significative n'a été obtenue des ANOVAs en ce qui concerne l'interaction années et traitements autant pour l'abondance par nombre que pour l'abondance par poids/secs, et ce, pour les individus âgés de trois et quatre ans. Pour la même interaction, aucun changement significatif n'a été observé quant aux analyses de diversités : l'abondance totale, la richesse, l'équitabilité de piélou et la diversité de Shannon contenues dans la diète des ombles âgés de trois et quatre ans. Des analyses multivariées ont également été réalisées sur l'assemblage des espèces de proies retrouvées dans la diète des ombles. Les ANOVAs par permutations n'ont pas permis de déceler de différence entre les lacs coupés et témoins quant aux assemblages d'espèces chez les poissons âgés de trois et quatre ans.

Néanmoins, la proportion des proies benthiques augmente de 47 à 60% entre 2008 et 2010 dans les estomacs des ombles de fontaine des lacs témoins. En revanche, cette proportion oscille entre 50 et 56% dans les lacs ayant subi des coupes forestières. Conséquemment, l'importance des proies planctoniques diminue entre 2008 et 2010 dans les lacs témoins alors qu'elle est plutôt stable dans les lacs coupés. Ces résultats supportent partiellement l'hypothèse selon laquelle la diète de l'omble de fontaine serait majoritairement composée par du zooplancton dans les lacs coupés (Chap. IV).

De nombreuses publications relatives à l'analyse isotopique des réseaux trophiques opposent méthodes des contenus stomacaux et analyse isotopique (Vander Zanden *et al.*, 1997; Beaudoin *et al.*, 1999; Vander Zanden et Vadeboncoeur, 2002; Jensen *et al.*, 2012). À l'échelle d'un organisme dans un écosystème, l'analyse isotopique fournit une estimation de l'origine (plutôt benthique, plutôt pélagique, plutôt terrestre) du carbone qui parvient jusqu'à cet organisme et

de la distance de cet organisme par rapport à la base du réseau trophique. Cette estimation est intégrée dans le temps (selon le turnover isotopique de l'organisme ou du tissu de l'organisme sur lequel a été réalisée la mesure isotopique) et dans l'espace (zones et profondeurs d'alimentation de l'organisme).

L'analyse des contenus stomacaux fournit des informations sur la composition spécifique du bol alimentaire d'un organisme. Elle atteint donc une résolution taxonomique bien supérieure à celle de l'analyse isotopique. Contrairement à l'analyse isotopique, il s'agit cependant d'un instantané de l'alimentation d'un individu. Elle n'apporte donc des informations fiables que dans le cas d'espèces dont le régime alimentaire est stable ou si l'analyse est répétée de façon saisonnière (Grey *et al.*, 2002). De plus, tout ce qui est ingéré n'est pas assimilé, mais l'analyse des fécès, si elle est réalisée conjointement, peut pallier à ce biais. Il s'agit cependant d'une méthode qui nécessite beaucoup de temps et qui est parfois difficilement réalisable sur des organismes de petite taille ou sur des proies partiellement digérées (Hyslop, 1980).

Ces deux méthodes sont relatives à des objets voisins et sont souvent déclarées comme concurrentes (Persson et Hansson, 1999) ou complémentaires (Vander Zanden *et al.*, 1997; Beaudoin *et al.*, 1999; Jensen *et al.*, 2012). L'analyse isotopique informe sur les flux de matière (C et N) mais ses capacités sont limitées en ce qui concerne l'étude du régime alimentaire et la reconstitution des réseaux trophiques. Elle ne fournit pas, par elle seule, des informations relatives aux relations prédateurs-proies, sauf dans des écosystèmes à faible biodiversité et à réseaux trophiques très simples (Kling *et al.*, 1992). On peut prédire la composition isotopique d'un individu nourri avec une proie de composition isotopique connue, mais on ne peut pas déduire des analyses isotopiques avec certitude quelle a été la proie d'un individu. De même, l'analyse des contenus stomacaux permet difficilement d'estimer quelle est la nature de la production primaire qui soutient le

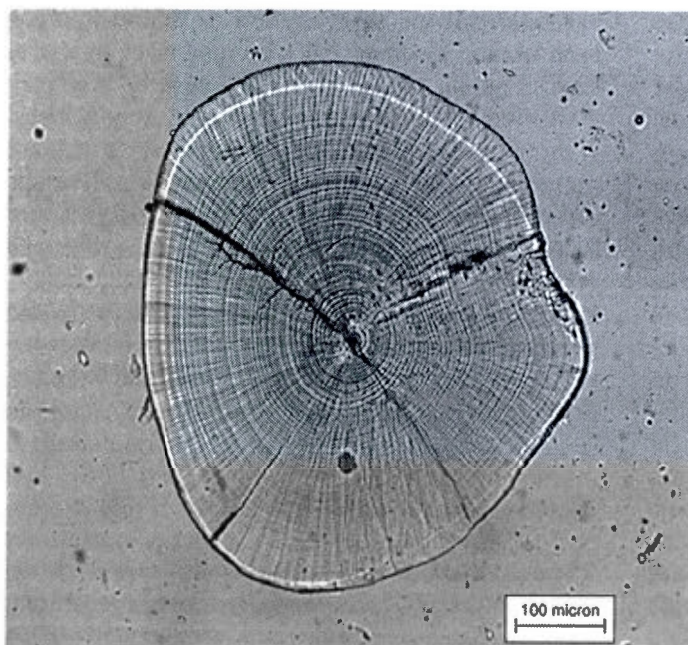
réseau trophique. Par ailleurs, les techniques moléculaires sont aussi de plus en plus utilisées en écologie (King *et al.*, 2008; Valentini *et al.*, 2009), notamment dans l'analyse de la composition de la diète d'un organisme (Soininen *et al.*, 2009; Valentini *et al.*, 2009). Les techniques basées sur le PCR et l'ADN permettent d'identifier les proies contenues dans l'estomac et les fèces d'un prédateur. Cette technique est particulièrement utile lorsque les proies ne sont pas identifiables par des critères morphologiques ou lorsque la diète du consommateur ne peut pas être déduite à partir des observations comportementales (Soininen *et al.*, 2009; Valentini *et al.*, 2009). En combinant les résultats des analyses stomacaux et éventuellement des techniques moléculaires avec ceux des analyses isotopiques, nous aurons un portrait autant à court qu'à plus long terme sur le régime alimentaire de l'omble de fontaine.

### 5.8.3 Rendement de croissance de l'omble de fontaine

Dans le chapitre III, nous avons montré que les coupes forestières sont susceptibles de changer le régime alimentaire zoobenthique de l'omble de fontaine pour un régime zooplanctonique une année après la perturbation. Les impacts observés, puisqu'ils concernent l'alimentation, pourraient avoir des effets sur la croissance de l'omble de fontaine. À notre connaissance, il n'y a aucune étude qui ait évalué les impacts des coupes forestières sur la croissance de l'omble de fontaine en milieu lacustre. Cependant, cette perturbation affecterait la croissance d'autres espèces des poissons. Par exemple, St-Onge et Magnan (2000) ont trouvé une plus faible proportion des individus de petite taille de la perchaude (*Perca flavescens*) et du meunier noir (*Catostomus commersoni*) dans la zone littorale de 38 lacs du bouclier laurentien (Québec) ayant subi des coupes forestières. Ceci pourrait être dû à une augmentation de la mortalité post-émergence ou à un déplacement des individus dans la zone pélagique (St-Onge et Magnan, 2000). Cependant, Bertolo et Magnan (2007) ont indiqué que la diminution enperchaude et en meunier noir de

petites tailles observée dans l'étude de St-Onge et Magnan (2000) était due à des mauvais engins de captures pour échantillonner adéquatement les poissons de petites tailles.

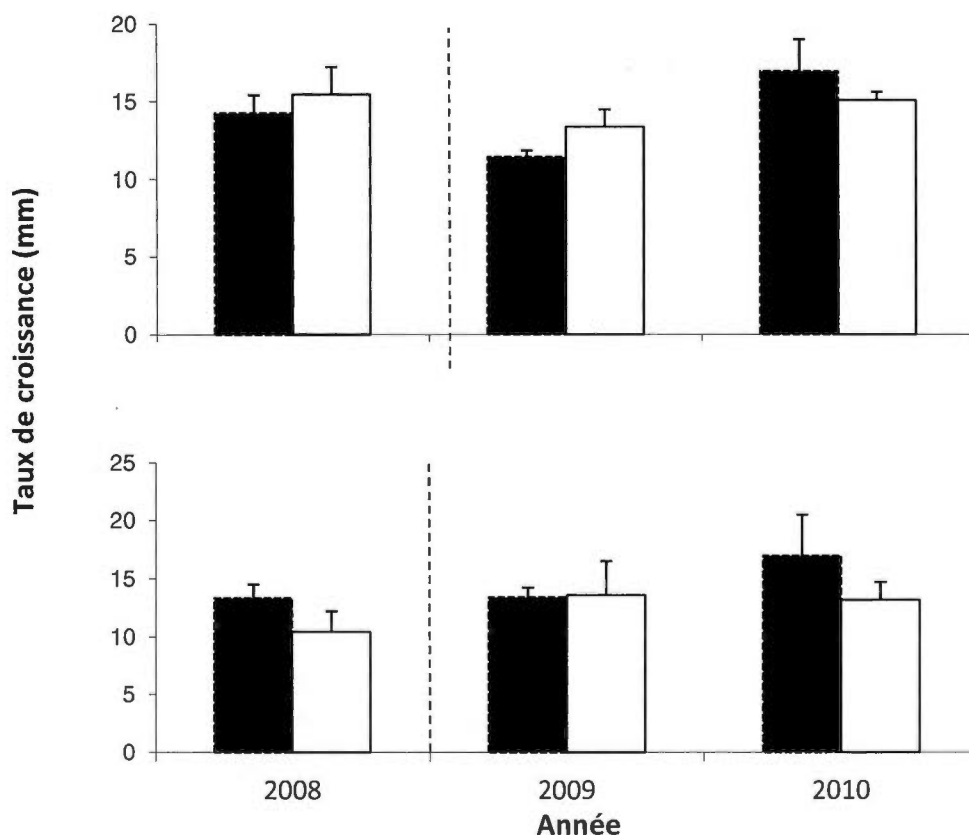
Afin d'évaluer l'impact des coupes forestières sur le rendement de croissance de l'omble de fontaine, l'âge et la croissance des poissons échantillonnés en 2008, 2009 et 2010 ont été calculés par Martin Bélanger à partir d'une structure osseuse (otolithe) (Fig. 5.2). Pour faciliter leur lecture, ils ont été sectionnés et poncés. Les annuli ont été mesurés avec un système d'analyse d'image. L'accroissement de l'otolithe (taille de l'annuli) représente la variable indicatrice de la croissance des ombles de fontaine. L'interprétation des résultats de l'accroissement des otolithes permettent de vérifier si les différences dans la diète de l'omble de fontaine ont influencé la croissance des individus en lac.



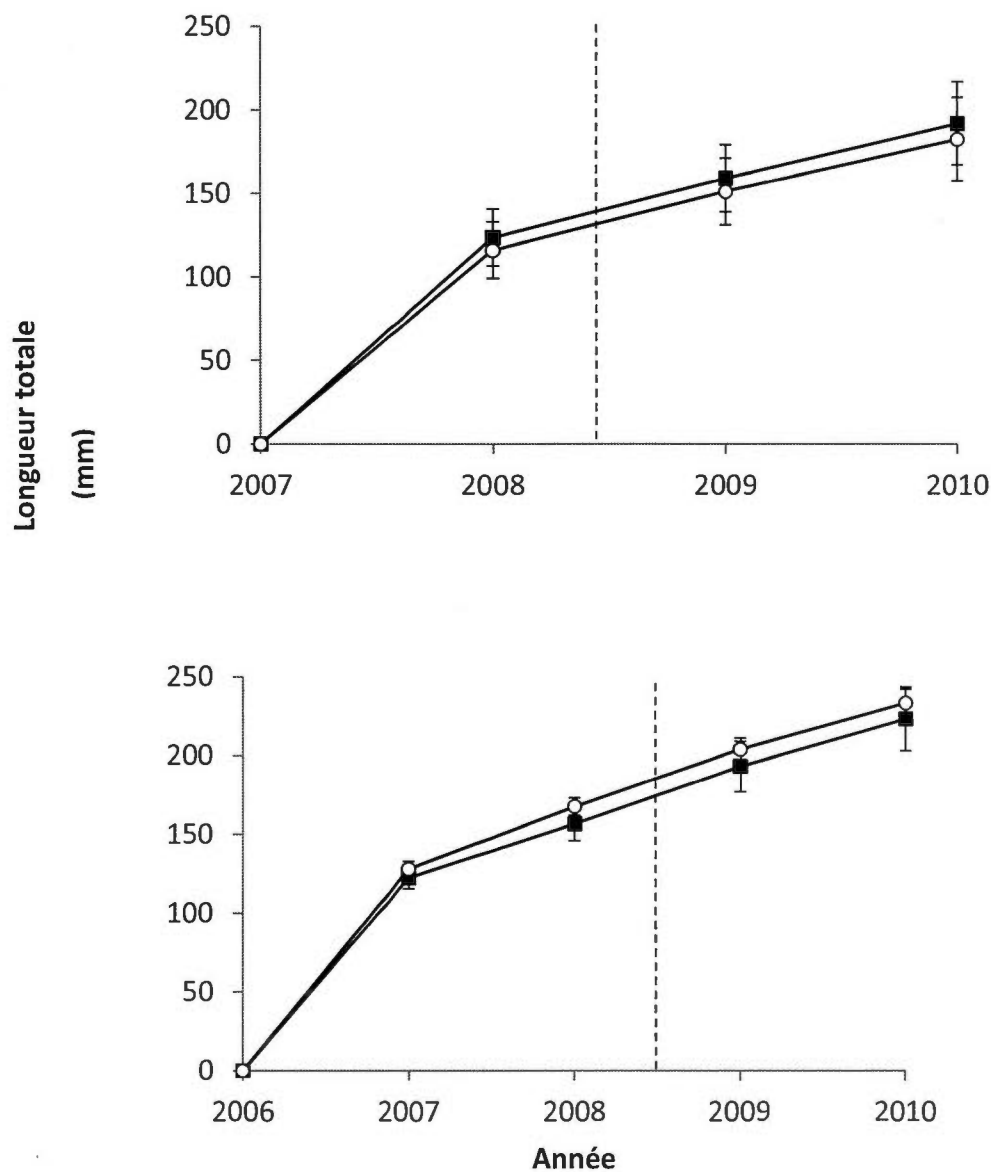
**Figure 5.2** Structure osseuse d'un poisson (otolithe).



Le même modèle d'ANOVAs utilisé dans le chapitre III pour évaluer l'impact des coupes forestières sur le réseau trophique a été effectué sur la croissance des ombles de fontaine. Aucune différence significative n'a été observée en ce qui concerne la croissance durant la dernière année de tous les spécimens âgés de trois et quatre ans, capturés lors de chaque année d'échantillonnage (Fig. 5.3). La croissance longitudinale des poissons capturés en 2010 a aussi été mesurée. Les ANOVAs n'ont pas permis de détecter de différence en ce qui a trait à la croissance des poissons âgés de trois et quatre ans, capturés dans les lacs coupés ou témoins, suite aux récoltes forestières (Fig. 5.4).



**Figure 5.3** Comparaison entre les années et les traitements (lacs témoin : noir; lacs coupe : blanc) pour le taux de croissance moyen de a) 3+ ans et b) 4+ ans de l'omble de fontaine dans les trois années (2008, 2009, 2010). Les bars verticaux représentent l'erreur standard et la ligne pointillée montre le moment où la coupe forestière a été effectuée. Figure réalisée par Martin Bélanger.



**Figure 5.4** Comparaison entre les années et les traitements (lacs témoin : carrés noirs; lacs coupe : cercles blancs) pour la longueur totale de l'omble de fontaine de a) 3+ ans et b) 4+ ans. Les bars verticales représentent l'erreur standard et la ligne pointillée montre le moment où la coupe forestière a été effectuée. Figure réalisée par Martin Bélanger.

Bien que les lacs coupés de cette étude aient subi une augmentation du COD et du PT l'année suivant la coupe forestière (Chap. III), aucun effet de celle-ci n'a été détecté sur la croissance des ombles de fontaine adultes. La variation entre chacun des lacs semble plus importante que l'effet des coupes elle-même. Une diminution de l'intensité lumineuse due à l'augmentation du COD dans les lacs coupés ne semblerait pas avoir eu un effet à court terme sur la croissance de l'omble de fontaine.

Les données isotopiques, les données de contenus stomacaux ainsi que les mesures de croissance de l'omble de fontaine sur les trois années d'échantillonnage seront intégrés et comparés dans un article scientifique en collaboration avec Martin Bélanger. L'analyse d'isotopes stables utilisée en combinaison avec l'analyse de contenu stomacal nous permettra de connaître l'impact des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine autant à court qu'à plus long terme. De plus, ceci nous permettra d'améliorer encore notre compréhension de l'origine et des voies de transfert de l'énergie qui soutient les ombles de fontaine de lacs ayant subi une perturbation sur leur bassin versant.

#### 5.8.4 Impact de la coupe forestière à long terme

Cette étude s'étendait sur une durée de deux ans post-coupes; il serait imprudent d'estimer des impacts à plus long terme sur la seule base de ces résultats. On peut donc supposer que les impacts observés ne sont applicables qu'à court terme, soit les effets des coupes sur les éléments nutritifs et le COD, le changement dans l'alimentation de l'omble de fontaine et la résilience du système. Un plus long suivi nous aurait permis de vérifier si le système est effectivement résilient à la perturbation plusieurs années après celle-ci. En effet, lorsqu'il y a une perturbation, les premiers changements sont surtout ressentis à la base de la chaîne trophique,

soit dans la qualité de l'eau (Winkler *et al.*, 2009). Cependant, plus on monte dans la chaîne trophique, plus cette réponse est complexe. Les changements pourraient donc s'accumuler dans le temps avant que la réponse à la perturbation soit visible dans des niveaux trophiques supérieurs, surtout sur l'omble de fontaine qui se trouve dans la plus haute position de la chaîne trophique aquatique.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

- Ågren, A., M. Berggren, H. Laudon et M. Jansson. 2008. «Terrestrial export of highly bioavailable carbon from small boreal catchments in spring floods». *Freshwater Biology*, vol. 53, p. 964–972.
- Aksnes, D. L. et A. C. Utne. 1997. «A revised model of visual range in fish». *Sarsia*, vol. 82, p. 137–147.
- Allan, J. D. 1978. «Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in an alpine stream». *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, vol. 20, p. 2045–2050.
- Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational analysis of variance. Auckland, University of Auckland, New Zealand,
- Anderson, C. et G. Cabana. 2007. «Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes». *Journal of the North America Benthological Society*, vol. 26, p. 273–285.
- Anesio, A. M., C. Hollas, W. Granéli et J. Laybourn-Perry. 2004. «Influence of humic substances on bacterial and viral dynamics in freshwaters». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 70, p. 4848–4854.
- Ask J., J. Karlsson, L. Persson, P. Ask, P. Bystrom et M. Jansson. 2009. «Terrestrial organic matter and light penetration: Effects on bacterial and primary production in lakes». *Limnology and Oceanography*, vol. 54, p. 2034–2040.
- Balcarczyk, K. L., J. B. Jones, R. Jaffe et N. Maie. 2009. «Stream dissolved organic matter bioavailability and composition in watersheds underlain with discontinuous permafrost. *Biogeochemistry*, vol. 94, p. 255–270.
- Beaudoin, C. P., W. M. Tonn, E. E. Prepas et L. I. Wassenaar. 1999. «Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis». *Oecologia*, vol. 120, p. 386–396.
- Ben-David, M. et D. M. Schell. 2001. «Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response». *Oecologia*, vol. 127, p. 180–184.



- Berggren, M., H. Laudon et M. Jansson. 2007. «Landscape regulation of bacterial growth efficiency in boreal freshwaters». *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 21, GB4002.
- Bertolo, A. et P. Magnan. 2007. «Logging-induced variations in DOC affect yellow perch recruitment in Canadian Shield lakes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 64, p. 181-186.
- Bérubé, P. et F. Lévesque. 1998. «Effects of forestry clear-cutting on numbers and sizes of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in lakes of the Mastigouche Wildlife Reserve, Québec, Canada». *Fisheries Management and Ecology*, vol. 5, p. 123-137.
- Birdwell, J. E. et A. S. Engel. 2010. «Characterization of dissolved organic matter in cave and spring waters using UV-Vis absorbance and fluorescence spectroscopy». *Organic Geochemistry*, vol. 41, p. 270-280.
- Blaxter, J. H. S. 1986. «Development of sense organs and behaviour of Teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 115, p. 98-114.
- Brown, G. W. 1983. *Forestry and water quality*. Corvallis (Oreón): O.S.U. Book Stores Inc., 142 p.
- Buffle, J. 1990. *Complexation reactions in aquatic systems*. New York: Ellis Horwood, 700 p.
- Burton, P. J., C. Messier, D. W. Smith et W. L. Adamowicz. 2003. *Towards sustainable management of the Boreal Forest*. Ottawa: NRC Research Press, 1039 p.
- Buttle, J. M., I. F. Creed et R. D. Moore. 2005. «Advances in Canadian forest hydrology, 1999-2003». *Hydrological Processes*, vol. 19, p. 169-200.
- Cabana, G. et J. B. Rasmussen. 1996. «Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 93, p. 10844-10847.
- Carabel, S., E. Godinez-Dominguez, P. Verisimo, L. Fernandez et J. Freire. 2006. «An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 336, p. 254-261.

- Caraco, N. F. et J. J. Cole. 2004. «When terrestrial organic matter is sent down the river : importance of allochthonous C inputs to lakes and rivers». In *Food Webs at the Landscape Level*, sous la dir. de G. A. Polis, M. E. Power et G. Huxel, p. 301-316. Chicago: University of Chicago Press.
- Carignan, R., P. D'Arcy et S. Lamontagne. 2000. «Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 105-117.
- Carignan, R. et R. J. Steedman. 2000. «Impacts of major watershed perturbations on aquatic ecosystems». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 1-4.
- Carpenter, S. R., J. J. Cole, M. L. Pace, M. Van de Bogert, D. L. Bade, D. Bastviken, C. M. Gille, J. R. Hodgson, J. F. Kitchell et E. S. Kritzberg. 2005. «Ecosystem subsidies: Terrestrial support of aquatic food webs from  $^{13}\text{C}$  addition to contrasting lakes». *Ecology*, vol. 86, p. 2737-2750.
- Caut, S., E. Angulo et F. Courchamp. 2008. «Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, p. 438-445.
- Chen, Z., Y. Li et J. Pan. 2004. «Distributions of colored dissolved organic matter and dissolved organic carbon in the Pearl River Estuary, China». *Continental Shelf Research*, vol. 24, p. 1845-1856.
- Chin, Y., G. R. Aiken et E. O'Loughlin. 1994. «Molecular weight, polydispersity, and spectroscopic properties of aquatic humic substances». *Environmental Sciences & Technology*, vol. 28, p. 1853-1858.
- Clarke, K. R. et R. N. Gorley. 2001. *PRIMER v5: User manual/tutorial*. Plymouth (UK): PRIMER-E, 91 p.
- Closs, G., B. Downes et A. Boulton. 2004. *Freshwater ecology: a scientific introduction*. Oxford: Blackwell Publishing, 221 p.
- Coble, P. G. 1996. «Characterization of marine and terrestrial DOM in seawater using excitation-emission matrix spectroscopy». *Marine Chemistry*, vol. 51, p. 325-346.
- Coble, P. G. 2007. «Marine optical biogeochemistry: The chemistry of ocean color». *Chemical Reviews*, vol. 107, p. 402-418.
- Coble, P. G., S. A. Green, N. V. Blough et R. B. Gagosian. 1990. «Characterization of dissolved organic matter in the Black Sea by fluorescence spectroscopy». *Nature*, vol. 348, p. 432-435.

- Cole, J. J., S. R. Carpenter, M. L. Pace, M. C. Van de Bogert, J. L. Kitchell et J. R. Hodgson. 2006. «Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon». *Ecology Letters*, vol. 9, p. 558-568.
- Conseil canadien des ministres des forêts. © 2012 [En ligne] *Aménagement forestier durable au Canada* <[www.sfmcanada.org/francais/index.asp](http://www.sfmcanada.org/francais/index.asp)> consulté le 20012.10.03.
- Coulombe, G., J. Huot, J. Arsenault, E. Beauce, J.-T. Bernard, A. Bouchard, M. A. Liboiron et G. Szaraz. 2004. *Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise*. ISBN 2-550-43626-1. Québec : Bibliothèque nationale du Québec.
- Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson et M. P. Ayres. 2001. «Climate change and forest disturbances». *BioScience*, vol. 51, p. 723-734.
- Deflandre, B. et J.-P. Gagné. 2001. «Estimation of dissolved organic carbon (DOC) concentrations in nanoliter samples using UV spectroscopy». *Water Research*, vol. 35, p. 3057-3062.
- DeNiro, M. J. et S. Epstein. 1978. «Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals». *Geochimica and Cosmochimica Acta*, vol. 42, p. 495-506.
- DeNiro, M. J. et S. Epstein. 1981. «Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals». *Geochimica and Cosmochimica Acta*, vol. 45, p. 341-351.
- Edmondson, W. T. 1959. *Fresh-water biology*. 2<sup>e</sup> ed. New York: John Wiley et Sons, 1248 p.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. New York: Macmillan Co, 209 p.
- Everhart, W. H. et W. D. Youngs. 1981. *Principles of fishery science*. 2<sup>e</sup> ed. Ithaca (USA): Comstock Publishing Associates, 349 p.
- Fawcett, R. S., B. R. Christensen et D. P. Tierney. 1994. «The impact of conservation tillage on pesticide runoff into surface water: A review and analysis». *Journal of Soil and Water Conservation*, vol. 49, p. 126-135.
- Feller, M. C. 2005. «Forest harvesting and streamwater inorganic chemistry in western North America: A review». *Journal of the American Water Resources Association*, vol. 41, p. 785-811.

- Fellman, J. B., E. Hood et R. G. M. Spencer. 2010. «Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review». *Limnology and Oceanography*, vol. 55, p. 2452–2462.
- Findlay, S. E. G. et R. L. Sinsabaugh. 2003. *Aquatic Ecosystems: Interactivity of dissolved organic matter*. California: Academic Press, 533 p.
- Focken, U., et K. Becker. 1998. «Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using  $\delta^{13}\text{C}$  data». *Oecologia*, vol. 115, p. 337–343.
- Foley, J., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, P. K. Snyder. 2005. «Global consequences of land-use». *Science*, vol. 309, p. 570–574.
- France, R.L. 1997. «Stable carbon and nitrogen isotopic evidence for ecotonal coupling between boreal forests and fishes». *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 6, p. 78–83.
- Fry, B. 1991. «Stable isotope diagrams of freshwater food webs». *Ecology*, vol. 72, p. 2293–2297.
- Galgani, L., A. Tognazzi, C. Rossi, M. Ricci, J. A. Galvez, A. M. Dattilo, A. Cozar, L. Bracchini et S. A. Loiselle. 2011. «Assessing the optical changes in dissolved organic matter in humic lakes by spectral slope distributions». *Journal of Photochemistry and Photobiology*, vol. 102, p. 132–139.
- Galván, D. E., C. J. Sweeting et N. V. C. Polunin. 2012. «Methodological uncertainty in resource mixing models for generalist fishes». *Oecologia*, vol. 169 p. 1083–1093.
- Garman, G. C. et J. R. Moring. 1993. «Diet and annual production of 2 boreal river fishes following clear-cut logging». *Environmental Biology of Fishes*, vol. 36, p. 301–311.
- Ghashghaie, J., G. Tcherkez, G. Corninc et E. Deleens. 2001. Utilisation de la spectrométrie de masse isotopique en physiologie végétale. Orsay : Université du Paris-XI, 10 p.
- Green, S. A. et N. V. Blough. 1994. «Optical absorption and fluorescence properties of chromophoric dissolved organic matter in natural waters». *Limnology and Oceanography*, vol. 39, p. 1903–1916.

- Gregory, S. V., G. A. Lamberti, D. C. Erman, K. V. Koski, M. L. Murphy, M.L. et J. R. Sedell. 1987. «Influence of forest practices on aquatic production». In *Streamside management: Forestry and fishery interactions*, sous la dir. de E. O. Salo et T. W. Cundy, p. 233–255. Washington: University of Washington.
- Grey, J. 2000. «Trophic fractionation and the effects of diet switch on the carbon stable isotopic 'signatures' of pelagic consumers». *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, vol. 27, p. 3187-3191.
- Grey, J. 2001. «Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen». *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 10, p. 168–176.
- Grey, J., J. Thackeray, R. I. Jones et A. Shine. 2002. «Ferox Trout (*Salmo trutta*) as 'Russian dolls' : complementary gut content and stable isotope analyses of the Loch Ness foodweb». *Freshwater Biology*, vol. 47, p. 1235-1243.
- Groot, A., J.-M. Lussier, A. K. Mitchell et D. A. MacIsaac. 2005. «A silvicultural systems perspective on changing forestry practices». *The Forestry Chronicle*, vol. 81, p. 50–55.
- Guggenberger, G., W. Zech et H. R. Schulten. 1994. «Formation and mobilization pathways of dissolved organic matter: evidence from chemical structural studies of organic matter fractions in acid forest floor solutions». *Organic Geochemistry*, vol. 21, p. 51–66.
- Hadwen, W. L. et S. E. Bunn 2004. «Tourists increase the contribution of autochthonous carbon to littoral zone food webs in oligotrophic dune lakes». *Marine and Freshwater Research*, vol. 55, p. 701-708.
- Helms, J. R., A. Stubbins, J. D. Ritchie, E. C. Minor, D. J. Kieber et K. Mopper. 2008. «Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter». *Limnology and Oceanography*, vol. 53, p. 955–969.
- Herwig, B. R., D. A. Soluk, J. M. Dettmers et D. H. Wahl. 2004. «Trophic structure and energy flow in backwater lakes of two large floodplain rivers assessed using stable isotopes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 61, p. 12-22.
- Hessen, D. O. 1997. «Stoichiometry in food webs: Lotka revisited». *Oikos*, vol. 79, p. 195-200.



- Hesslein, R. H., M. J. Capel, D. E. Fox et K. A. Hallard. 1991. «Stable isotopes of sulfur, carbon, and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie river basin, Canada». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 48, p. 2258-2265.
- Hesslein, R. H., K. A. Hallard et P. Ramlal. 1993. «Replacement of Sulfur, carbon and nitrogen in tissue of Growing broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by delta 34 S, delta 13 C and delta 15N». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 50, p. 2071-2076.
- Hinshaw, J. M. 1985. «Effects of illumination and prey contrast on survival of larval yellow perch, *Perca flavescens*». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 114, p. 540-545.
- Hornberger, G. M., K. E. Bencala et D. M. McKnight. 1994. «Hydrological controls on dissolved organic carbon during snowmelt in the Snake River near Montezuma, Colorado». *Biogeochemistry* vol. 25, p. 147-165.
- Hudon, C., R. Morin, J. Bunch et R. Harland. 1996. «Carbon and nutrient output from the Great Whale River (Hudson Bay) and a comparison with other rivers around Quebec». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 53, p. 1513-1525.
- Hudson, N., A. Baker et D. Reynolds. 2007. «Fluorescence analysis of dissolved organic matter in natural, waste and polluted waters – a review». *River Research Applications*, vol. 23, p. 631-649.
- Huguet, A., L. Vacher, S. Relexans, S. Saubusse, J. M. Froidefond et E. Parlanti. 2009. «Properties of fluorescent dissolved organic matter in the Gironde Estuary». *Organic Geochemistry*, vol. 40, p. 706-719.
- Huxel, G. R., K. McCann et G. A. Polis. 2002. «Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability». *Ecological Research*, vol. 17, p. 419-432.
- Hyslop, E. J. 1980. «Stomach content analysis - a review of methods and their application». *Journal of Fish Biology*, vol. 17, p. 411-429.
- James, M.R., I. Hawes, M. Weatherhead, C. Stanger et Gibbs. 2000. «Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake». *Hydrobiologia*, vol. 441, p. 93-106.

- Jardine, T. D., D. F. Cartwright, J. P. Dietrich et R. A. Cunjak. 2005. «Resource use by salmonids in riverine, lacustrine and marine environments: Evidence from stable isotope analysis». *Environmental Biology of Fishes*, vol. 73, p. 309–319.
- Jensen H., M. Kiljunen et P.-A. Amundsen. 2012 «Dietary ontogeny and niche shift to piscivory in lacustrine brown trout *Salmo trutta* revealed by stomach content and stable isotope analyses». *Journal of Fish Biology*, vol. 80, p. 2448-2462.
- Jones, R. I. 1992 «The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains». *Hydrobiologia*, vol. 229, p. 73-91.
- Judd, K. E., B. C. Crump et G. W. Kling. 2006. «Variation in dissolved organic matter controls bacterial production and community composition». *Ecology*, vol. 87, p. 2068–2079.
- Kalbitz, K., S. Solinger, J. H. Park, B. Michalzik et E. Matzner. 2000. «Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review». *Soil Science*, vol. 165, p. 277–304.
- Karlsson, J, P. Bystrom, J. Ask, P. Ask, L. Persson et M. Jansson. 2009. «Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems». *Nature*, vol. 460, p. 506-509.
- Kennan, R. J. et J. P. Kimmins. 1993. «The ecological effects of clear-cutting». *Environmental reviews*, vol. 1, p. 121-144.
- Kelton, N., L. A. Molot et P. J. Dillon. 2007. «Spectrofluorometric properties of dissolved organic matter from Central and Southern Ontario streams and the influence of iron and irradiation». *Water Research*, vol. 41, p. 638-646.
- Kerner, M., H. Hohenberg, S. Ertl, M. Reckermannk et A. Spitzzy. 2003. «Self-organization of dissolved organic matter to micelle-like microparticles in river water». *Nature*, vol. 422, p. 150-154.
- King, R. A., D. S. Read et M. Traugott. 2008. «Molecular analysis of predation: a review of best practice for DNA-based approaches». *Molecular Ecology*, vol. 17, p. 947–963.
- Kling, G. F., B. Fry et W. J. O'Brien. 1992. «Stable isotopes and planctonic trophic structure in arctic lakes». *Ecology*, vol. 73, p. 561-566.
- Kreutzweiser, D. P., P. W. Hazlett et J. M. Gunn. 2008. «Logging impacts on the biogeochemistry of boreal forest soils and nutrient export to aquatic systems: A review». *Environmental Reviews*, vol. 16, p. 157–159.

- Lacasse, S. et P. Magnan. 1992. «Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout in lakes of the Laurentian shield». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 49, p. 1001-1009.
- Lachance, S., M. Dubé, R. Dostie et P. Bérubé. 2008. «Temporal and spatial quantification of fine-sediment accumulation downstream of culverts in brook trout habitat». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 137, p. 1826-1838.
- Lajtha, K. et R. H. Michener. 1994. *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Oxford : Blackwell Scientific Publications, 315 pp.
- Lake, P. S. 2000. «Disturbance, patchiness, and diversity in streams». *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 19, p. 573-592.
- Lamontagne, S., R. Carignan, P. D'Arcy, Y. T. Prairie et D. Paré. 2000. «Element export in runoff from eastern Canadian Boreal Shield drainage basins following forest harvesting and wildfires». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 118-128.
- Laudon, H., J. Hedtjörn, J. Schelker, K. Bishop, R. Sørensen et A. Ågren. 2009. «Response of dissolved organic carbon following forest harvesting in a boreal forest». *Ambio*, vol. 38, p. 381-386.
- Laudon, H., M. Berggren, A. Ågren, I. Buffam, K. Bishop, T. Grabs, M. Jansson et S. Köhler. 2011. «Patterns and dynamics of dissolved organic carbon (DOC) in boreal streams: the role of processes, connectivity, and scaling». *Ecosystems*, vol. 14, p. 880-893.
- Leclerc, V., P. Sirois et P. Bérubé. 2011a. «Impact of forestry activity in boreal lakes catchments on larval and juvenile growth of yellow perch (*Perca flavescens*)». *Boreal Environment Research*, vol. 16, p. 417-429.
- Leclerc, V., P. Sirois, D. Planas et P. Bérubé. 2011b. «Diet and feeding success of fast-growing yellow perch larvae and juveniles in perturbed Boreal lakes». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 140, p. 1193-1205.
- Likens, G. E., F. H. Bormann, N. M. Johnson, D. W. Fisher et R. S. Pierce. 1970. «Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutriment budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem». *Ecological Monographs*, vol. 40, p. 23-47.
- Lindeman, R. L. 1942. «The trophic-dynamic aspect of ecology». *Ecology*, vol. 23, p. 399-417.

- Löfgren, S., E. Ring, C. von Brömsen, R. Sørensen et L. Högbom. 2009. «Short-term effects of forest harvesting on the water chemistry in two boreal streams in northern Sweden: a paired catchment study». *Ambio*, vol. 38, p. 347–356.
- Logan, J. M., T. D. Jardine, T. J. Miller, S. E. Bunn, R. A. Cunjak et M. E. Lutcavage. 2008. «Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods». *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, p. 838–846.
- Magnan, P. 1988. «Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis* and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift and their impact on zooplankton communities». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 45, p. 999–1009.
- Magnan, P. et A. Bertolo. 2003. *Impact of logging on yellow perch recruitment in boreal shield lakes*. SFM Network Project Report, Trois-Rivières, 19 p.
- McCutchan, J. H., W. M. Lewis, C. Kendall et C. McGrath. 2003. «Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen and sulfur». *Oikos*, vol. 102, p. 378–390.
- McKnight, D. M., E. W. Boyer, P. K. Westerhof, P. T. Doran, T. Kulbe et D. T. Anderson. 2001. «Spectrofluorometric characterization of dissolved organic matter for indication of precursor organic material and aromaticity». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, p. 38–48.
- Merritt, R. W. et K. W. Cummins. 1998. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa: Kendall-Hunt Publishing, 862 p.
- Minagawa, M. et E. Wada. 1984. «Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age». *Geochimica and Cosmochimica Acta*, vol. 48, p. 1135–1140.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec. 2009. [www.mrnf.gouv.qc.ca](http://www.mrnf.gouv.qc.ca). Consulté le 13 février 2009.
- Mobed, J.J., S. L. Hemmingsen, J. L. Autry et L. B. McGown. 1996. «Fluorescence characterization of IHSS humic substances: total luminescence spectra with absorbance correction». *Environmental Science & Technology*, vol. 30, p. 3061–3065.
- Molot, L. A. et P. J. Dillon. 1997. «Colour - mass balances and colour - dissolved organic carbon relationships in lakes and streams in central Ontario». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 54, p. 2789–2795.

- Moore, J. W. et B. X. Semmens. 2008. «Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models». *Ecology letters*, vol. 11, p. 470-480.
- Moore, R. D., D. L. Spittlehouse, et A. Story. 2005. «Riparian microclimate and stream temperature response to forest harvesting: A review». *Journal of the American Water Resources Association*, vol. 41, p. 813-834.
- Moore, R. D. et S. M. Wondzell. 2005. «Physical hydrology and the effects of forest harvesting in the Pacific Northwest: A review». *Journal of the American Water Resources Association*, vol. 41, p. 763-784.
- Morris, D. M. 2009. «Changes in DOC and DON fluxes in response to harvest intensity of black-spruce-dominated forests ecosystems in northwestern Ontario». *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 89, p. 67-79.
- Nakano, S. et Murakami, M. 2001. «Reciprocal subsidies : dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 98, p. 166-170.
- NRCan. 2005. *The state of Canada's forests 2004-2005, the boreal forest*. Ottawa, (ON), Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, 96 p.
- O'Driscoll, N. J., S. D. Siciliano, D. Peak, R. Carignan et D. R. S. Lean. 2006. «The influence of forestry activity on the structure of dissolved organic matter in lakes: Implications for mercury photoreactions». *Science of the Total Environment*, vol. 366, p. 880-893.
- Ojala, A. et K. Salonen. 2001. «Productivity of *Daphnia longispina* in a highly humic boreal lake». *Journal of Plankton Research*, vol. 23, p. 1207-1215.
- Ontario Ministry of Natural Resources. 1988. *Timber management guidelines for the protection of fish habitat*. Toronto, Ontario Ministry of Natural Resources, 23 p.
- Pace, M. L., S. R. Carpenter, J. J. Cole, J. J. Coloso, J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, J. J. Middelburg, N. D. Preston, C. T. Solomon et B. C. Weidel. 2007. «Does terrestrial organic carbon subsidize the planktonic food web in a clear-water lake?». *Limnology and Oceanography*, vol. 52, p. 2177-2189.
- Pace, M. L. et J. J. Cole. 2002. «Synchronous variation of dissolved organic carbon and color in lakes». *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 333-342.



- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, M. C. Van de Bogert, D. L. Bade, E. S. Kritzberg et D. Bastviken. 2004. «Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs». *Nature*, vol. 427, p. 240-243.
- Parlanti, E., K. Wörz, L. Geoffroy et M. Lamotte. 2000. «Dissolved organic matter fluorescence spectroscopy as a tool to estimate biological activity in a coastal zone submitted to anthropogenic inputs». *Organic Geochemistry*, vol. 31, p. 1765-1781.
- Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop et A. L. Jackson. 2008. *SIAR: Stable isotope analysis in R*. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html>.
- Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop et A. L. Jackson. 2010. «Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation». *PLoS ONE*, vol. 5, e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672.
- Patoine, A., B. Pinel-Alloul et E. E. Prepas. 2002. «Effects of catchment perturbations by logging and wildfires on zooplankton species richness and composition in Boreal Shield lakes». *Freshwater Biology*, vol. 47, p. 1996-2014.
- Patoine, A., B. Pinel-Alloul, E. E. Prepas et R. Carignan. 2000. «Do logging and forest fires influence zooplankton biomass in Canadian Boreal Shield lakes?». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 155-164.
- Perga, M.-E. 2004. «Origines et flux de carbone dans les réseaux trophiques lacustres: Étude par analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote du zooplancton et des poissons». Thèse de doctorat, Chambéry, Université de Savoie, France, 198 p.
- Persson, A. et L. A. Hansson. 1999. «Diet shift in fish following competitive release». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 56, p. 70-78.
- Petersen, J.E., C. C. Chen et W. M. Kemp. 1997. «Scaling aquatic primary productivity: experiments under nutrient- and light-limited conditions». *Ecology*, vol. 78, p. 2326-2338.
- Phillips, D. L. 2001. «Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes : a critique». *Oecologia*, vol. 127, p. 166-170.
- Phillips, D. L. et J. W. Gregg. 2003. «Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources». *Oecologia*, vol. 136, p. 261-269.

- Phillips, D. L. et P. L. Koch. 2002. «Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models». *Oecologia*, vol. 130, p. 114-125.
- Pinel-Alloul, B., A. Patoine, R. Carignan et E. E. Prepas. 1998. «Réponses du zooplancton lacustre aux feux et aux coupes de forêt dans l'écozone boréale du Québec : études préliminaires». *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, vol. 34, p. 401-412.
- Pinel-Alloul, B., E. Prepas, D. Planas, R. Steedman et T. Charette. 2002. «Watershed impacts of logging and wildfire: case studies in Canada». *Lake and Reservoir Managements*, vol. 18, p. 307-318.
- Planas, D., M. Desrosiers, S. R. Groulx, S. Paquet, S. et R. Carignan. 2000. «Pelagic and benthic algal responses in eastern Canadian Boreal Shield lakes following harvesting and wildfires». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 136-145.
- Polis, G. A., W. B. Anderson et R. D. Holt. 1997. «Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs». *Annual Review of Ecology and Systematic*, vol. 28, p. 289-316.
- Post, D. M. 2002. «Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions». *Ecology*, vol. 83, p. 703-718.
- Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi et C. G. Montaña. 2007. «Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses». *Oecologia*, vol. 152, p. 179-189.
- Power, G. 1980. «The brook char, *Salvelinus fontinalis*». In *Charrs, salmonid fishes of the genus Salvelinus*, sous la dir. de E. K. Balon, p. 141-203. The Hague (The Netherlands): Dr. W. Junk bv Publishers.
- Power, M., D. G. Dixon et G. Power. 1994. «Modelling population exposure-response functions for use in environmental risk assessment». *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, vol. 3, p. 45-58.
- Power, M., G. Power, F. Caron, R. R. Doucett et K. R. A. Guiguer. 2002. «Growth and dietary niche in *Salvelinus alpinus* and *Salvelinus fontinalis* as revealed by stable isotope analysis». *Environmental Biology of Fishes*, vol. 64, p. 75-85.

- Premke, K., J. Karlsson, K. Steger, C. Gudas, E. von Wachenfeldt et L. J. Tranvik. 2010. «Stable isotope analysis of benthic fauna and their food sources in boreal lakes». *Journal of the North America Benthological Society*, vol. 29, p. 1339-1348.
- Prepas, E. E., B. Pinel-Alloul, R. J. Steedman, D. Planas et T. Charette. 2003. «Impacts of forest disturbance on boreal surface waters in Canada». In *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*, sous la dir. de P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith et W. L. Adamowicz, p. 369-393. Ottawa, Ontario, Canada : NRC Research Press.
- Rask, M., K. Nyberg, S. L. Markkanen et A. Ojala. 1998. «Forestry in catchments: effects on water quality, plankton, zoobenthos and fish in small lakes». *Boreal Environment Research*, vol. 3, p. 75-86.
- Rau, G. H., D. G. Ainley, J. L. Bengston, J. J. Torres et T. L. Hopkins. 1992. « $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 84, p. 1-8.
- Ricca, M. A., A. K. Miles, R. G. Anthony, X. Deng et S. S. O. Hung. 2007. «Effect of lipid extraction on analyses of stable carbon and stable nitrogen isotopes in coastal organisms of the Aleutian archipelago». *Revue canadienne de zoologie*, vol. 85, p. 40-48.
- Ricker, W. E. 1932. *Studies of speckled trout (Salvelinus fontinalis) in Ontario*. U. of Toronto, Studies Biol. Series #36. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 44: 68-110.
- Ricklefs, R. E., et G. L. Miller. 2005. *Écologie*. Bruxelles (Belgique) : Éditions De Boeck Université, 819 p.
- Roberge, J. 1996. *Impacts de l'exploitation forestière sur le milieu hydrique*. Ministère de l'environnement et de la Faune du Québec, 68 p.
- Sandström, A. 1999. «Visual ecology offish - A review with special reference to percids». *Fiskeriverket Rapport*, vol. 2, p. 45-80.
- Schelker, J., K. Eklöf, K. Bishop et H. Laudon. 2012. «Effects of forestry operations on dissolved organic carbon (DOC) concentrations and export in boreal first-order streams». *Journal of Geophysical Research – Biogeoscience*, vol. 117, p. G01011.

- Schindler, D. W., S. E. Bayley, P. J. Curtis, B. R. Parker, M. P. Stainton et C. A. Kelly. 1992. «Natural and man-caused factors affecting the abundance and cycling of dissolved organic substances in precambrian shield lakes». *Hydrobiologia*, vol. 229, p. 1–21.
- Schindler, D. E., et M. D. Scheuerell. 2002. «Habitat coupling in lake ecosystems». *Oikos*, vol. 98, p. 177-189.
- Scott, W. B. et E. J. Crossman. 1973. *Freshwater fishes of Canada*. Fisheries Research Board of Canada, 966 p.
- Scrimgeour, G. L., W. M. Tonn, C. A. Paszkowski et P. K. M. Aku. 2000. «Evaluating the effects of forest harvesting on littoral benthic communities within a natural disturbance-based management model». *Forest Ecology and Management*, vol. 126, p. 77-86.
- Scrivener, J. C. et M. J. Brownlee. 1989. «Effects of forest harvesting on spawning gravel and incubation survival of chum (*Oncorhynchus keta*) and coho salmon (*O. kisutch*) in Carnation Creek, British Columbia». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 46, p. 681-696.
- Smith, D. W., E. E. Prepas, G. Putz, J. M. Burke, W. L. Meyer et I. Whitson. 2003. «The forest watershed and riparian disturbance study: a multi-discipline initiative to evaluate and manage watershed disturbance on the Boreal Plain of Canada». *Journal of Environmental Engineering and Science*, vol. 2, p. S1–S13.
- Soininen, E. M., A. Valentini, E. Coissac, C. Miquel, L. Gielly, C. Brochmann, A. K. Brysting, J. H. Sønstebø, R. A. Ims, N. G. Yoccoz et P. Taberlet. 2009. «Analysing diet of small herbivores: the efficiency of DNA barcoding coupled with high-throughput pyrosequencing for deciphering the composition of complex plant mixtures». *Frontiers in Zoology*, p. 6-16.
- Solomon, C., S. Carpenter, J. Cole et M. Pace. 2008. «Support of benthic invertebrates by detrital resources and current autochthonous primary production: results from a whole-lake  $^{13}\text{C}$  addition». *Freshwater Biology*, vol. 53, p. 42-54.
- Solomon, C. T., S. R. Carpenter, M. K. Clayton, J. J. Cole, J. J. Coloso, M. L. Pace, M. J. Vander Zanden et B. C. Weidel. 2011. «Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model». *Ecology*, vol. 92, p. 1115-1125.
- Stainton, M. P., M. J. Capel et F. A. J. Armstrong. 1977. *The chemical analysis of fresh water*. California: Freshwater Institute, 180 p.

- Stedmon, C. A., S. Markager et R. Bro. 2003. «Tracing dissolved organic matter in aquatic environments using a new approach to fluorescence spectroscopy». *Marine Chemistry*, vol. 82, p. 239–254.
- Steedman, R.J. 2000. «Effects of experimental clearcut logging on water quality in three small boreal forest lake trout (*Salvelinus fontinalis*) lakes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 92–96.
- Steedman, R.J. 2003. «Littoral fish response to experimental logging around small boreal shield lakes». *North American Journal of Fisheries Management*, vol. 23, p. 392–403.
- Steedman, R. J., C. J. Allan, R. L. France et R. S. Kushneriuk. 2004. «Land, water and human activity on Boreal watersheds». In *Boreal Shield watersheds: lake trout ecosystems in changing environment*, sous la dir. de J. M. Gunn, R. J. Steedman et R. A. Ryder, p. 59–85. Boca Raton (Florida): Lewis Publishers.
- Steinman, A., P. J. Mulholland, A. V. Palumbo, T. F. Flum et D. L. Deangelis. 1991. «Resilience of lotic ecosystems to a light-elimination disturbance». *Ecology*, vol. 72, p. 1299–1313.
- St-Onge, I., P. Bérubé et P. Magnan. 2001. «Effets des perturbations naturelles et anthropiques sur les milieux aquatiques et des communautés de poissons de la forêt boréale. Rétrospective et analyse critique de la littérature». *Le Naturaliste Canadien*, vol. 125, p. 81–95.
- St-Onge, I., et P. Magnan. 2000. «Impact of logging and natural fires on fish communities of Laurentian Shield lakes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 165–174.
- Sulzberger, B., et E. Durisch-Kaiser. 2009. «Chemical characterization of dissolved organic matter (DOM): A prerequisite for understanding UV-induced changes of DOM absorption properties and bioavailability». *Aquatic Sciences*, vol. 71, p. 104–126.
- Sweka, J. A. et K. J. Hartman. 2001. «Influence of turbidity on brook trout reactive distance and foraging success». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 130, p. 138–146.
- Swift, L. W. Jr. 1988. «Forest access roads: design, maintenance, and soil loss». In *Forest Hydrology and Ecology at Coweeta*, sous la dir. de W. T. Swank et D. A. Crossley, p. 313–324. New York: Springer.



- Tremblay, S. et P. Magnan. 1991. «Interaction between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 48, p. 857-867.
- Tremblay-Rivard, I. 2007. «Impacts des coupes forestières sur l'alimentation de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et la structure trophique de lacs en forêt boréale». Mémoire de maîtrise, Chicoutimi, Université du Québec à Chicoutimi, 60 p.
- Utne-Palm, A. C. 2002. «Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects». *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, vol. 35, p. 111-128.
- Vacher, L. 2004. «Étude par fluorescence des propriétés de la matière organique dissoute dans les systèmes estuariens. Cas des estuaires de la Gironde et de la Seine». Thèse de doctorat, Bordeaux, Université Bordeaux I, France, 290 p.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden et D. M. Lodge. 2002. «Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models». *BioScience*, vol. 52, p. 44-54.
- Valentini, A., F. Pompanon et P. Taberlet. 2009. «DNA barcoding for ecologists». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 9, p. 51-60.
- Vanderklift, M. A. et S. Ponsard. 2003. «Sources of variation in consumer-diet  $\delta N-15$  enrichment: a meta-analysis». *Oecologia*, vol. 136, p. 169-182.
- Vander Zanden, M. J., G. Cabana et J. B. Rasmussen. 1997. «Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ( $\delta^{15}N$ ) and dietary data». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 54, p. 1142-1158.
- Vander Zanden, M. J., S. Chandra, S. Park, Y. Vadeboncoeur et C. R. Goldman. 2006. «Efficiencies of benthic and pelagic trophic pathways in a subalpine lake». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 63, p. 2608-2620.
- Vander Zanden, M. J. et C. Gratton. 2011. «Blowing in the wind: reciprocal airborne carbon fluxes between lakes and land». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 68, p. 170-182.

- Vander Zanden, M. J., M. Hulshof, M. S. Ridgway et J. B. Rasmussen. 1998. «Application of stable isotope techniques to trophic studies of age-0 smallmouth bass». *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 127, p. 729-739.
- Vander Zanden, M. J. et J. B. Rasmussen. 1999. «Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers». *Ecology*, vol. 80, p. 1395-1404.
- Vander Zanden, M. J. et J. B. Rasmussen. 2001. «Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, p. 2061-2066.
- Vander Zanden, M. J., B. J. Shuter, N. Lester et J. B. Rasmussen. 1999. «Patterns of food chain length in lakes: A stable isotope study». *American Naturalist*, vol. 154, p. 406-416.
- Vander Zanden, M. et Y. Vadeboncoeur. 2002. «Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes». *Ecology*, vol. 83, p. 2152-2161.
- Walsh, J. J., R. H. Weisberg, D. A. Dieterle, R. He, B. P. Darrow, J. K. Jolliff, K. M. Lester, G. A. Vargo, G. J. Kirkpatrick, K. A. Fanning, T. T. Sutton, A. E. Jochens, D. C. Biggs, B. Nababan, C. Hu et F. E. Muller-Karger. 2003. «Phytoplankton response to intrusions of slope water on the West Florida Shelf: Models and observations». *Journal of Geophysical Research*, vol. 107, p. 21-31.
- Wang, F. L. et J. R. Bettany. 1995. «Carbon and nitrogen losses from undisturbed soil columns under short-term flooding conditions». *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 75, p. 333-341.
- Weidel, B., S. Carpenter, J. Cole, J. Hodgson, J. Kitchell, M. Pace et C. Solomon. 2008. «Carbon sources supporting fish growth in a north temperate lake». *Aquatic Sciences*, vol. 70, p. 446-458.
- Weishaar, J. L., G. R. Aiken, B. A. Bergamaschi, M. S. Fram, R. Fujii et K. Mopper. 2003. «Evaluation of specific ultraviolet absorbance as an indicator of the chemical composition and reactivity of dissolved organic carbon». *Environmental Science & Technology*, vol. 37, p. 4702-4708.
- Welschmeyer, N. A., S. Strom, R. Goericke, G. Ditullio, M. Belvin et W. Petersen. 1994. «Primary production in the sub-arctic pacific-ocean - project super». *Progress in Oceanography* 32: 101-135.

- Werner, E. E., J. F. Gilliam. 1984. «The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 15, p. 393–425.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. 3<sup>e</sup> éd. California: Academic Press, 1006 p.
- Whitehead, R. F., S. De Mora, S. Demers, M. Gosselin, P. Monfort, B. Mostajir. 2000. «Interactions of ultraviolet-B radiation, mixing, and biological activity on photobleaching of 61 natural chromophoric dissolved organic matter: a mesocosm study». *Limnology and Oceanography*, vol. 45, p. 278-291.
- Wickland, K. P., J. C. Neff et G. R. Aiken. 2007. «Dissolved organic carbon in Alaskan Boreal Forest: sources, chemical characteristics, and biodegradability». *Ecosystems*, vol. 10, p. 1323–1340.
- Winkler, G., V. Leclerc, P. Sirois, P. Archambault et P. Bérubé. 2009. «Short-term impact of forest harvesting on water quality and zooplankton communities in oligotrophic headwater lakes of the eastern Canadian Boreal Shield». *Boreal Environment Research*, vol. 14, p. 323– 337.
- Wright, H. E. 1976. «The impacts of fire on the nutrient influxes to small lakes in northeastern Minnesota». *Ecology*, vol. 57, p. 649–663.
- Xu, J., M. Zhang et P. Xie. 2007. «Size-related shifts in reliance on benthic and pelagic food webs by lake anchovy». *Ecoscience*, vol. 14, p. 170-177.